

الطبعة الثانية

الحشرات

التركيب و الوظيفة

الجزء الثاني

تأليف
د. ف. شاهان



أ. د. أحمد علي جمعه
أ. د. منير محمد متولي

مراجعة

أ. د. عصمت عبد القادر القاضي

ترجمته
د. أحمد طاهر عبد السلام
د. جاد الله
أحمد

الشعراوي



الدار العربية للنشر والتوزيع



٠١٢٥٠



الحشرات

التركيب و الوظيفة

الحشرات

التركيب و الوظيفة

تأليف
ر. ف. شابمان

ترجمة

د. أحمد لطفي عبد السلام د. أحمد على جمعة د. أحمد اسماعيل جاد الله
رئيس قسم وقاية النبات أستاذ الحشرات الاقتصادية أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة جامعة الأزهر كلية الزراعة - جامعة عين شمس كلية الزراعة - جامعة الأزهر

د. منير محمد متولى د. فائزة مرعى أحمد
أستاذ الحشرات الاقتصادية أستاذ الحشرات المساعد
كلية الزراعة - جامعة الأزهر كلية الزراعة - جامعة عين شمس

مراجعة

د. محمد فوزى الشعراوى د. عصمت عبد القادر القاضى
نائب رئيس جامعة عين شمس أستاذ الحشرات كلية الزراعة
جامعة عين شمس



الدار العربية للنشر والتوزيع

THE INSECTS

Structure and Function

حقوق النشر :

*English Edition:

* الطبعة الانجليزية

The English Language Book Society
and
Hodder and Stoughton

Copyright © 1969 and 1971 R.F. Chapman.

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopy, recording, or any information storage and retrieval system without Permission in Writing From The Publisher.

الطبعة العربية الأولى ١٩٨٧

* Arabic Edition:

الطبعة العربية الثانية ١٩٨٨

* الطبعة العربية :

ISBN. 977-1475-28-2

جميع حقوق الطبع والنشر محفوظة © للدار العربية للنشر والتوزيع

The Chantectair House 9th Floor,
2, Sophoullis street, Nicosia, Syprus

لا يجوز نشر أى جزء من هذا الكتاب أو إختزان مادته بطريقة الإسترجاع أو نقله على أى وجه أو بأى طريقة سواء كانت الكترونية أو ميكانيكية أو بالتصوير أو بالتسجيل أو خلاف ذلك إلا بموافقة الناشر على هذا كتابة ومقدماتاً .

المحتويات

صفحة

١١	مقدمة الناشر
١٣	مقدمة الطبعة العربية
١٥	مقدمة الطبعة الأجنبية

القسم الأول

تناول الغذاء ومعدل الاستفادة منه

١٩	● الفصل الأول : الهضم والامتصاص
٢٠	١ - ١ الهضم
٣١	٢ - ١ الامتصاص
٣٤	٣ - ١ كفاءة الاستفادة من الطعام
٣٦	● الفصل الثاني : التغذية
٣٧	١ - ٢ الاحتياجات الغذائية
٤٢	٢ - ٢ تأثير نقص الطعام
٤٧	٣ - ٢ الكائنات الحية الدقيقة
٥١	● الفصل الثالث : الجسم الدهني وعمليات الأيض
٥١	١ - ٣ الجسم الدهني
٥٥	٢ - ٣ التلاؤم (انبعاث الضوء)
٥٩	٣ - ٣ الأيض التنفسي
٦٧	٤ - ٣ الأيض الوسطى
٧٣	٥ - ٣ النواتج النهائية للأيض الهدمي
٧٤	٦ - ٣ معدل الأيض
٧٦	٧ - ٣ التحكم في الأيض

● الفصل الرابع : التلوين..... ٧٨

٧٨..... ١ - ٤ طبيعة اللون

٧٩..... ٢ - ٤ الألوان الفيزيائية

٨٢..... ٣ - ٤ الألوان الصغية

القسم الثاني الصدر والحركة

● الفصل الخامس : حركة الأجنحة والتحكم فيها..... ٩٣

٩٤..... ١ - ٥ حركات الأجنحة

١٠٢..... ٢ - ٥ التحكم في ضربات الجناح

١٠٦..... ٣ - ٥ الثبات أثناء الطيران

١١٠..... ٤ - ٥ الهبوط

● الفصل السادس : نشاط الطيران..... ١١٢

١١٦..... ١ - ٦ العوامل المشجعة عن الشروع في الطيران

١١٩..... ٢ - ٦ المنبهات التي تقود إلى هبوط الحشرات الطائرة

١٢٠..... ٣ - ٦ سرعة الطيران

١٢١..... ٤ - ٦ نماذج الطيران

١٢٣..... ٥ - ٦ الهجرة

القسم الثالث البطن ، التناسل والتطور

● الفصل السابع : البطن..... ١٢٩

١٢٩..... ١ - ٧ تعقيل البطن

١٣٥..... ٢ - ٧ زوائد البطن

● الفصل الثامن : الجهاز التناسلي..... ١٤٣

١٤٣..... ١ - ٨ مراحل تكوين الحيوانات المنوية

١٥٠..... ٢ - ٨ انتقال الحيوانات المنوية إلى الحويصلة المنوية

١٥١.....	٨ - ٣ تشريح أعضاء التناسل الداخلية في الأنثى
١٥٦.....	٨ - ٤ مراحل تكوين البويضات
١٦٧.....	٨ - ٥ إعادة امتصاص البويضات
١٦٨.....	٨ - ٦ التبويض

● الفصل التاسع : سلوك الزواج وانتقال النى إلى الأنثى

١٦٩.....	٩ - ١ التزاوج
١٧٠.....	٩ - ٢ التعارف
١٧٣.....	٩ - ٣ عدوانية الذكور
١٧٤.....	٩ - ٤ إثارة الإناث
١٧٧.....	٩ - ٥ الإزدواج
١٧٩.....	٩ - ٦ الأعضاء التناسلية الخارجية في الذكور
١٨٢.....	٩ - ٧ الجماع
١٨٤.....	٩ - ٨ نقل النى
١٩٣.....	٩ - ٩ سلوك بعد الجماع

● الفصل العاشر : وضع البيض والبيضة

١٩٥.....	١٠ - ١ وضع البيض
٢٠٥.....	١٠ - ٢ البيضة

● الفصل الحادى عشر : علم الجنينى

٢١٦.....	١١ - ١ الإخصاب
٢١٧.....	١١ - ٢ نضج البويضات
٢١٧.....	١١ - ٣ التفليج (الانشطار)
٢١٧.....	وتكون الأدمة الجرثومية (البلاستودرم)
٢٢٢.....	١١ - ٤ المراحل المبكرة من النمو الجنينى
٢٢٨.....	١١ - ٥ حركة الجنين
٢٣٣.....	١١ - ٦ تطور الأعضاء المكونة للأجهزة
٢٤١.....	١١ - ٧ التغيرات الأيضية والتحكم فى تطور الأعضاء
٢٤١.....	١١ - ٨ المدة اللازمة لإتمام النمو الجنينى

● الفصل الثانى عشر : غاذج غير عادية من التطور

٢٤٤.....	١٢ - ١ ظاهرة ولادة أحياء
٢٥١.....	١٢ - ٢ ظاهرة تعدد الأجنحة

١٢ - ٣ التكاثر البكرى ٢٥٣

١٢ - ٤ تكاثر الأطوار غير الكاملة ٢٥٨

● الفصل الثالث عشر : الفقس والنمو بعد الجنين ٢٦٠

١٣ - ١ الخروج من البيضة ٢٦٠

١٣ - ٢ الانسلاخ الوسطى ٢٦٥

١٣ - ٣ عدد الأعضاء ٢٦٥

١٣ - ٤ النمو ٢٦٦

١٣ - ٥ أنواع التطور ٢٧٥

١٣ - ٦ أنواع اليرقات ٢٧٨

١٣ - ٧ التحول غير المتجانس ٢٨٠

● الفصل الرابع عشر : التحول ٢٨٣

١٤ - ١ العنقاء ٢٨٣

١٤ - ٢ نمو ملاح الحشرة اليافعة ٢٨٨

١٤ - ٣ انطلاق الطور اليافع ٣٠٠

القسم الرابع الجهاز العصبي والجهاز الحسي

● الفصل الخامس عشر : الجهاز العصبي ٣٠٧

١٥ - ١ فسيولوجيا الجهاز العصبي ٣٠٧

١٥ - ٢ التكامل في الجهاز العصبي ٣١٤

١٥ - ٣ التعلم ٣١٨

● الفصل السادس عشر : العيون والإبصار ٣٢٢

١٦ - ١ استقبال الضوء ٣٢٢

١٦ - ٢ الاستجابة للإبصار ٣٣٣

● الفصل السابع عشر : إحداث الصوت ٣٤٠

١٧ - ١ إنتاج الصوت كمحصلة للأنشطة الأخرى ٣٤٠

١٧ - ٢ أصوات تنتج باحتكاك جزء من الجسم

بجزء آخر ٣٤١

- ١٧ - ٣ أصوات تنتج بالاحتكاك ٣٤٢
- ١٧ - ٤ أصوات تنتج من ذبذبة غشاء ٣٥١
- ١٧ - ٥ إنتاج الصوت بإمرار تيار من الهواء ٣٥٦
- ١٧ - ٦ شدة الصوت ٣٥٧
- ١٧ - ٧ فاعلية الأصوات الناتجة ٣٥٧
- ١٧ - ٨ التحكم في إنتاج الصوت ٣٦٢
- الفصل الثامن عشر : الاستقبال الكيماوى ٣٦٤
- ١٨ - ١ الاستجابة في السلوك للمستقبلات الكيماوية
- بالملاسة ٣٦٤
- ١٨ - ٢ فاعلية المستقبلات لكيماويات بالملاسة ٣٦٥
- ١٨ - ٣ أعضاء الحس الكيماوية العادية ٣٦٦

القسم الخامس الدم ، الهرمونات والفرمونات

- الفصل التاسع عشر : الجهاز الدورى ٣٧١
- ١٩ - ١ معدل نبض القلب ٣٧١
- الفصل العشرون : الهيموليف ٣٧٥
- ٢٠ - ١ البلازما ٣٧٥
- الفصل الواحد والعشرون : الغدد الصماء والهرمونات ٣٨٦
- ٢١ - ١ انتشار الهرمونات ٣٨٦
- ٢١ - ٢ ميكانيكية فعل الهرمونات ٣٨٩
- ٢١ - ٣ تركيب الهرمونات ٣٩٠
- ٢١ - ٤ الهرمونات ووظائفها ٣٩١
- ٢١ - ٥ يرغوث الأرنب والهرمونات ٣٩٩
- الفصل الثاني والعشرون : السكون ٤٠٠
- ٢٢ - ١ السكون وأهميته ٤٠٠
- ٢٢ - ٢ حدوث السكون ٤٠٢
- ٢٢ - ٣ بدء السكون ٤٠٢

٤١٠.....	٢٢ - ٤ تطور السكون
٤١٤.....	٢٢ - ٥ التحكم في السكون
٤١٦.....	● الفصل الثالث والعشرون : الفرمونات
٤١٦.....	٢٣ - ١ طبيعة الفرمونات
٤١٧.....	٢٣ - ٢ العدد المنتجة للفرمونات
٤٢٢.....	٢٣ - ٣ الفرمونات كجاذبات جنسية
٤٢٥.....	٢٣ - ٤ مثيرات الشهوة
٤٢٥.....	٢٣ - ٥ فرمونات الجراد
٤٢٧.....	٢٣ - ٦ فرمونات الحشرات الاجتماعية
٤٢٩.....	● المراجع
٤٧١.....	● قائمة المصطلحات العلمية.

مقدمة الناشر

يتزايد الاهتمام باللغة العربية في بلادنا يوماً بعد يوم ، ولاشك أنه في الغد القريب ستستعيد عيد اللغة العربية هيبتها التي طالما امتنت واذلت من أبنائها وغير أبنائها ، ولاريب في أن إذلال لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقاف وفكري للأمة نفسها ، الأمر الذي يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالاً ونساءً ، طلاباً وطالبات ، علماء ومتقنين ، مفكرين وسياسيين في سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة التي اعترف المجتمع الدولي بها لغة عمل في منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها في أنحاء العالم ؛ لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة إستوعبت فيما مضى علوم الأمم الأخرى ، وصهرتها في بوتقتها اللغوية والفكرية ، فكانت لغة العلوم والآداب ولغة الفكر والكتابة والمخاطبة .

إن الفضل في التقدم العلمي الذي تنعم به دول أوروبا اليوم ، يرجع في واقعة إلى الصحوة العلمية في الترجمة التي عاشتها في القرون الوسطى ، كان المرجع الوحيد للعلوم الطبية والعلمية والاجتماعية ، هي الكتب المترجمة عن العربية لابن سينا وابن الهيثم والقاراني وابن خلدون وغيرهم من عمالقة العرب . ولم ينكر الأوروبيون ذلك ، بل يسجل تاريخهم ما ترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق ، هذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطوعة للعلم والتدريس والتأليف ، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم وأن غيرها ليس بأدق منها ، ولا أقدر على التعبير . ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركي ثم البريطاني والفرنسي ، عاق اللغة من النمو والتطور وأبعدها من العلم والحضارة ، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لا بد من أن تتغير ، وأن جمودهم لا بد أن تدب فيه الحياة ، اندفع الرواد من اللغويين والأدباء والعلماء في إنماء اللغة وتطويرها ، حتى أن مدرسة القصر العيني في القاهرة ، والجامعة الأمريكية في بيروت درّستا الطب بالعربية أول إنشائهما ، ولو تصفحنا الكتب التي ألّفت أو تُرجمت يوم كان الطب يدرس فيها باللغة العربية لوجدناها كتباً ممتازة لا تقل جودة عن أمثالها من كتب الغرب في ذلك الحين سواء في الطب أو حسن التعبير أو براعة الإيضاح ، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد ، وسادت لغة المستعمر وفرضت على أبناء الأمة فرضاً ، إذ رأى الأجنبي أن في خنق اللغة مجالاً لمرقلة تقدم الأمة العربية ، وبالرغم من المقاومة العنيفة التي قابلها ، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبي فيما يتطلع إليه ففتنوا في أساليب الخلق له اكتساباً لمرضاته ، ورجال تأثروا بحملات المستعمر الظالمة يشككون في قدرة اللغة العربية على استيعاب الحضارة الجديدة ، وغاب عنهم ما قاله الحاكم الفرنسي لجيشه الزاحف إلى الجزائر : « علموا لغتنا وانتشروها حتى تحكم الجزائر ، فإذا حكمت لغتنا الجزائر ، فقد حكمناها حقيقة » .

فهل لى أن أوجه نداءً إلى جميع حكومات الدول العربية بان تبادر فى أسرع وقت ممكن إلى اتخاذ التدابير ، والوسائل الكفيلة باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام والمهنى ، والجامعى ، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على تطور العلم والثقافة والانفتاح على العالم ، وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب نظراً لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس يسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى وبذلك تزداد حصيلته الدراسية ويرتفع بمستواه العلمى ، وذلك تأصيلاً للفكر العلمى فى البلاد ، وتمكيناً للغة القومية من الأزدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم .

ولا يغيب عن حكومتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة أو تكاد تتوقف ، بل تُحارب أحياناً ممن يشغلون بعض الوظائف القيادية فى سلك التعليم والجامعات مما ترك الإستعمار فى نفوسهم عُقداً وأمراضاً ، رغم أنهم يعلمون أن جامعات إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية وعدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزيد على خمسة عشر مليون يهودياً ، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول ، واطلاعى قد وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآداب والتقنية كاليابان وأسبانيا ودول أمريكا اللاتينية ، ولم تشكك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة ، فهل أمة العرب أقل شأنًا من غيرها !!

وأخيراً ونياية عن المجموعة التى أشركت معى حتى الآن فى الإشراف على نشر نحو مائة كتاب علمى مترجم ، تقطع عهداً بأن نحاول دائماً أن نسير نحو الأفضل ، فنحن لا ندعى الكمال ، ولكن من المؤكد أن نجاحنا ليس وليد الصدفة ولكنه نتيجة جهد وعمل متواصل دُعوب فى خدمة تعريب المناهج ، والكتب الدراسية طول عشر أعوام ، والتعاون والتوجيه الثمر والمخلص من أساتذة أفاضل على اتساع العالم العربى ، وعمل قومى بناء من هيئات التدريس بالجامعات العربية ، أخص منهم بالذكر هيئات التدريس بكليات الزراعة بجامعة عين شمس ، الزقازيق ، الأزهر ، المنصورة ، بنها والقاهرة .

وقد صدق الله العظيم حيناً قال فى كتابه الكريم ﴿ وَقُلْ اغْمُزُوا فَسَيَرَى اللَّهُ عَمَلَكُمْ وَرَسُولُهُ وَالْمُؤْمِنُونَ ، وَسَتُرَدُّونَ إِلَىٰ عَالِمِ الْغَيْبِ وَالشَّهَادَةِ فَيُنَبِّئُكُمْ بِمَا كُنْتُمْ تَعْمَلُونَ ﴾ .

محمد درباله

الدار العربية للنشر والتوزيع

مقدمة الطبعة العربية

﴿ الرحمن .. علم القرآن .. خلق الإنسان .. علمه البيان . ﴾

« صدق الله العظيم »

شاءت إرادة الله عز وجل أن يعرج للنور الجزء الثاني من كتاب « الحشرات .. التركيب والوظيفة » الذى أشرنا إليه فى مقدمة الجزء الأول والذى يعمل نفس العنوان ، بعد مجهود مشكور من جميع الإخوة الزملاء فى كليتى الزراعة جامعة عين شمس وجامعة الأزهر .

إن الموضوعات المدرجة بهذا الكتاب هى استكمال لموضوعات الجزء الأول ، ولو أنها أكثر عمقا وتخصصا ، ولذا نقدمها لأبائنا من طلاب الدراسات العليا والباحثين والمهتمين بفروع علم الحشرات ومكافحة الآفات . وقد التزمنا فى تبويب هذا الجزء بنفس النظام الذى جاء بالجزء الأول ، آملين أن نكون قد وفقنا فى ربط موضوعات الجزئين وصولا إلى التكامل بينهما .

ونرجوا أن يحوز الجزء الثانى الذى نقدمه الآن إعجاب السادة الزملاء أعضاء هيئة التدريس بالجامعات والباحثين فى مختلف فروع علم الحشرات ، ليكمل بذلك مسيرة الجزء الأول من هذا المرجع ، وبذلك يضم إلى قائمة مراجع علم الحشرات فى الوطن العربى وبأمل أن نكون قد وفقنا إلى ذلك وأضفنا للمكتبة العربية الجديد .

﴿ وقل اعملوا فسيرى الله عملكم ورسوله والمؤمنون ﴾

« صدق الله العظيم »

والله ولى التوفيق

دكتور محمد فوزى الشعراوى

القاهرة فى يناير ١٩٨٧

أستاذ الحشرات الاقتصادية

وعميد كلية الزراعة - جامعة عين شمس

مقدمة الطبعة الأجنبية

بدأ إهتمامى الخاص بالحشرات بتتبع سلوكها تحت وقع أحوال بيئية شتى ، ثم دفعت لى الرغبة إلى محاولة فهم الأفعال التى تقوم بها الحشرات وكيفية قيامها بهذه الأفعال مما جذب إنتباهى إلى الولوج فى خضم الدراسات المورفولوجية والفسولوجية ، وبالتالى فإن الأسس المورفولوجية والإيكولوجية لدراسة الحشرات كان لها أعظم الأثر فى عمق إدراكى للحشرة ، ومن هنا طوَّعت وجهة النظر هذه لتكون الركيزة فى تدريس علم الحشرات للطلبة المبتدئين وكذا ممن يدرسون دراسات عليا .

وبالرغم من وجود مراجع مرموقة شتى نتناول المورفولوجى والفسولوجى والتاريخ الطبيعى للحشرات ، إلا أنه ليس منها من حاول محاولة جادة لوضع المورفولوجى والفسولوجى جنباً إلى جنب ليربط بين كل هذه الدراسات وبين سلوك الحشرة تحت الظروف الطبيعية ، وليس القصد من ذلك جعل هذا الكتاب كتاباً للدراسات المقارنة ، ولكننى أتعمش أن يُعطى صورة عامة لفهم تكتيك الحشرة على الأقل بالقدر الذى تسمح به المعلومات الحالية

ويعكس التنظيم العام لأقسام الكتاب وفصوله الخط الذى يجرى فيه تفكيرى الخاص ويمكن للمرء أن يحقق أى تنظيم ، ولكننى أتعمش أن تُخدم المقدمات الموجزة التى يستهل بها أى فصل فى الربط بين الأقسام التى لا تكون العلاقة بينها واضحة . وفى ذيل كل مقدمة استهلالية ، سطرت مجموعة من أهم المراجع التى تخص كل موضوع . وبالإضافة إلى ذلك فقد ضمنت هذا الكتاب قائمة بأكثر المراجع أهمية حيث لا يكون موضوع ما قد عولج بما فيه الكفاية من خلال المراجع التى تناولت هذا الموضوع . فى معظم الفصول كان الأمر يجرى على تزويدها بأحدث المراجع ليس فقط من أجل رفع القيمة العلمية لموضوعاتها بل أيضاً من أجل فتح ما استغلت من أبواب إلى مداخل هذه الموضوعات .

وقد يسر ذكر الأصول التى استنبطت منها الرسوم والأشكال تمهيد الطريق إلى الوصول إلى المنايع الأولى لهذه الأصول .

وإننى لمدين إلى كثير من الناس الذين ساعدونى فى إنجاز هذا الكتاب ، ولكن المعاناة الرئيسية كانت تلك التى قاستها أسرتى ، فقد كان لى فى صبرهم وحسن تفاهمهم نعم المعين ، وبدونهم لم يكن هذا الكتاب ليرى النور ، وبالإضافة إلى ذلك فقد تولت زوجتى عبء مراجعة وتمحيص المؤلف كله .

وقامت صديقتى دكتورة لنا وود بتقديم أعظم العون قيمة حينما ساهمت بوضع بعض الإضافات الثمينة إلى هذا المرجع ، وهذا هو نفس ما فعله السيد ت . هـ . هيوجز الذى قام بمراجعة الكثير من الفصول وزودها بأكثر من وسيلة مما يتمتع به من معرفة بعلم الحيوان

ومن الآخرين الذين ساهموا بنصائحهم القيمة دكتور س.ول. ييمانت والسيد ج.و. كارتر والدكتور ل.رائيون ولا يقل عن هؤلاء فضلا تلامذتى الذين قادنى تفكيرهم إلى وضع الكثير من الأفكار والمنجزات وبالرغم من تضافر هذه الجهود الضخمة فإننى ما أزال أخشى من وجود بعض الأخطاء ، فإن وجدت فإننى أكون أنا المسئول الأول عنها .

واننى لأدين نفسى كثيرا إلى البروفسور و.س. بُولُوغ ناشر هذا المجلد ، فعن طريقه تلقيت التشجيع والنصيحة من وجوه شتى أثناء إنتاج وإظهار هذا الكتاب ، وأتمنى أن تكون مجهوداتى جزءاً عادلاً له ، وقد ساهمت مطبعة الجامعات الإنجليزية مساهمة مفيدة فى إنجازنا هذا .

وأخيرا فإننى أسدى شكرى إلى السيدات اللاتى قمن بنسخ هذا الكتاب على الآلة الناسخة وخصوصاً السيدة م.د. بيكارد التى تحمّلت العبء الأكبر من هذا العمل وطوقت عنقى بجميل أتمنى أن أرد بعضه وقد ساهمت السيدة هـ.لايولن والسيدة د.إسبِر أيضاً بنسخهما لبعض الأجزاء .

ر . ف . شامبان

القسم الأول

تناول الغذاء ومعدل الاستفادة منه

Ingestion and utilisation of the food

الفصل الأول

الهضم والإمتصاص

DIGESTION AND ABSORPTION

تعتمد الحشرات في غذائها على أنواع كثيرة من الكائنات الحية النباتية والحيوانية والمواد العضوية الميتة . وقد قسم بروس (Brues) عام ١٩٤٦ الحشرات إلى أربع فئات طبقا لعادات تناولها للطعام :

١ - الحشرات التي تأكل النباتات ، ٢ - المفترسات ، ٣ - الحشرات التي تقتات القمامة ، ٤ - الطفيليات (أنظر عادات الاعتداء - الجزء الأول - الفصل الثاني ، صفحة ٤٠) . وعموما لا توجد مشكلة في إيجاد الطعام لبعض الحشرات طالما أنه يوجد منتشرا في بيئة الحشرة منذ قفس البيض . ولزيد من الإيضاح عن إيجاد وتمييز الطعام للحشرات التي تأكل النباتات الخضراء والمفترسات والحشرات الخاصة للدماء وللطفيليات الداخلية (أنظر الجزء الأول - الفصل الثاني الصفحات ٤١ - ٤٧) .

تختص القناة الهضمية أساسا بهضم وإمتصاص الطعام ، وترتبط الأجزاء المختلفة للقناة الهضمية بهاتين الوظيفتين . في بعض الحشرات وخاصة تلك التي تتناول طعامها على صورة سائلة قد تبدأ عملية الهضم قبل تناول الطعام عن طريق حقن أو ارجاع الأنزيمات من قناتها الهضمية إلى الخارج على الطعام . ولكن عموما يحدث الهضم في معظم الحشرات في المعى الأوسط حيث تنتج معظم الأنزيمات . وتقوم هذه الأنزيمات بتحليل المواد المعقدة في الطعام الى مركبات أكثر بساطة ، ويمكن للأخيرة أن تمتص ثم يستفيد منها الجسم . تتحلل معظم المواد الدشوية الى سكريات أحادية ولكن في معظم الحشرات لا يوجد أنزيم يحلل السليولوز الذي يوجد عادة في الطعام .

تأوى بعض الحشرات مثل نمل الأبيض والصراصير آكلة الخشب في قناتها الهضمية كائنات حية دقيقة تسهل هضم السليولوز . تتحلل البروتينات الى ببتيدات عديدة والتي يمكن أن تمتص على هذه الصورة قبل اجراء عمليات هضم لاحقه عليها . وقد تمتص الدهون على حالتها دون تغير في تركيبها ولكن غالبا ما تتحلل الى أحماض دهنية وجليسرول . تنشيط الأنزيمات لتؤدي وظيفتها تحت ظروف مثل وداخل مدى محدود من رقم الحموضة ودرجة الحرارة .

يحدث الإمتصاص في بعض الحالات كعملية عادية ولكن في بعض الأمثلة الحشرية يحدث انتقال نشط لنواتج الهضم من تخوييف القناة الهضمية الى الهيمولف . والحركة العادية يمكن أن تحدث طالما كان التركيز في القناة الهضمية يعادل التركيز في الهيمولف ، وفي بعض الحالات توجد آليات خاصة تؤكد حدوث ذلك . يعتبر امتصاص الماء عملية هامة جدا وخصوصا في الحشرات الأرضية ويلعب المستقيم دورا هاما في نزاع الماء من البراز .

تختلف كفاءة استفادة الحشرة من طعامها ، ولكن معظم الحشرات التي تتناول طعامها من نبات أخضر تهضم وتغتنص جزء قليل نسبيا فقط من الطعام الذي تتناوله وغير معطمة إلى الخارج في صورة براز بدون أى تعير .

١ - ١ الهضم Digestion

توجد الانزيمات الهاضمة في اللعاب وفي إفرازات المعى الأوسط ، وبالإضافة الى ذلك يمكن تسهيل عملية الهضم بواسطة الكائنات الحية الدقيقة التي قد توجد في القناة الهضمية .

١ - ١ - ١ الهضم خارج القناة الهضمية

من المعروف أن اللعاب يحتوى على إنزيمات ، ولذلك فإن الهضم غالبا ما يبدأ قبل تناول الحشرة لطعامها . وهذه حقيقة وبالأخص في حالة الحشرات التي تتناول طعامها على صورة سائلة حيث تحقن الانزيمات في العائل ، ففي الحشرات آكلة اللحوم من متغاريات الأجنحة Heteroptera وفي الحشرات التابعة لعائلة Asilidae تتحلل محتويات الفريسة تماما قبل أن تتناولها الحشرة المفترسة . ولأن ليس واضحا ما إذا كان ذلك يتم بفعل انزيمات العدد النعابية أو بفعل إرجاع انزيمات المعى الأوسط .

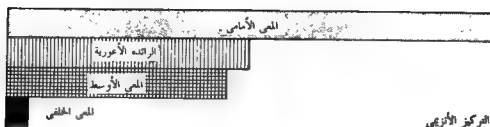
يحدث أيضا الهضم خارج القناة الهضمية في اليرقات بفعل إنزيمات المعى الأوسط ، وتحقن هذه الأنزيمات في الفريسة من خلال الفكوك العليا التي تُجهز بأنبوبة ضيقة مثقوبة ، وعندما يتم هضم محتويات الفريسة خلال فترة زمنية قصيرة ، تُسحب هذه المحتويات إلى جسم الحشرة .

وتتناول يرقات الحشرات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة وتلك التي تنتم عائلة Lampyridae طعامها بنفس الطريقة السابقة . توجد الإنزيمات الهاضمة للبروتينات ضمن المواد الإخراجية في يرقات حشرة Blowfly وبالتالي فإن اللحم الذي تعيش اليرقة بداخله يتحلل ويصبح على هيئة سائل جزئيا قبل أن تتناوله اليرقة . ومن الأمثلة الأخرى على الهضم خارج القناة الهضمية ما يحدث في دودة القر حيث تفرز الفراشة عند خروجها من الشرقة انزيم البروتياز الذي يحلل مادة سيرسين الحرير (وهي مادة بروتينية) وبالتالي يسهل خروج الفراشة من الشرقة خلال الثقب الذي أحدثته فيها .

١ - ١ - ٢ الهضم الداخلي

تحدث معظم عمليات الهضم في المعى الأوسط والتي فيها تفرز الأنزيمات ، ونظرا لقدرة الحشرة على إرجاع عصارة المعى الأوسط فإن بعض عمليات الهضم يمكن أن تتم في الحوصلة . في الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة يحدث هضم كمية كبيرة من الطعام في الحوصلة وهذا يعكس انتشار الانزيمات ؛ ففي الجراد الصحراوي يحدث النشاط الهاضم للإنزيم ألفا جلوكوسيداز في المعى الأمامي (شكل ١ - ١) بالرغم من وجود معظم النشاط في أنسجة المعى الأوسط وفي الأنسجة الطلائية للزوائد الأعورية (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

يحدث بعض النشاط لانزيم ألفا جلوكوسيداز في الطبقة الطلائية للمعى الأمامي ولكن هذا النشاط يكون داخل الخلايا ومن المحتمل ألا يفرز هذا الانزيم في تجويف المعى الأمامي بل يظل محصورا داخل الخلايا . يحدث قليل من الهضم في المعى الخلفي ، ماعدا هضم السليولوز في قليل من الحشرات والتي فيها توجد كائنات حية دقيقة تقوم بعملية هضم السليولوز وليس لأنزيمات الحشرة دور في هذا الهضم .



(شكل ١-١) : المركيزات السية لأتريم ألفا - جلوكوسيداز بالأجزاء المختلفة من القناة الهضمية للجراد الصحراوي التابع لجنس *Schistocera* (عن : إلفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

تنكيف الانزيمات الموجودة في الملي الأوسط مع الطعام الذي تتناوله الحشرة (جدول ١) .

فإذا تناولت حشرة مثل يرقات *Blowfly* طعاما يحتوى أساسا على البروتين فإن مجموعة انزيمات البروتياز الهاضمة للبروتينات تعتبر هامة ، بينما في الحشرة الكاملة من رتبة حرشفية الأجنحة التي تتناول الرحيق كطعام فإن مجموعة أنزيمات البروتياز تكون غائبة . وفي المن الذي يتغذى على عصارة لحاء النباتات (التي لا تحتوى على بروتينات ولا على سكريات عديدة) لا يوجد في الملي الأوسط للحشرة أنزيمي البروتياز والأميلاز ولكن يوجد أنزيم الانفرتاز (أوكلار Auclair عام ١٩٦٣) .

قد تنتج الكائنات الحية الدقيقة أنزيمات يمكن أن تستفيد منها الحشرة بطريقة مباشرة أو غير مباشرة ، ويحدث ذلك في هضم السليلوز والشمع . ففي النحل المعقم من البكتريا يلاحظ أن الحشرة تفرز انزيمات الانفرتاز

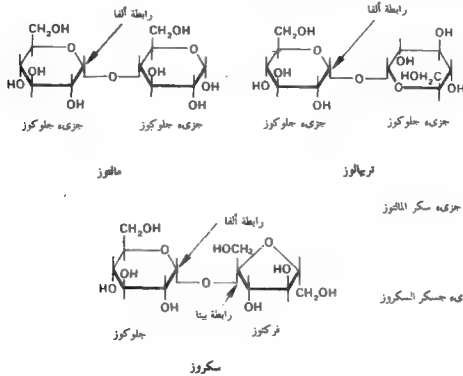
جدول (١) : انزيمات الملي الأوسط التي تفرزها الحشرات التي تأكل أطعمه مختلفة (العلاقة + نوصح وجود الأنزيم) (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

الحشرة أو الرتبة	الطور	نوع الطعام	الأنزيم				
			بروتياز	ليباز	أميلاز	إنفرتاز	مالتاز
الصرصور <i>Carausius</i> حشرية الأجنحة	اليرقة	طعام مختلط	+	+	+	+	+
		أجزاء نبات	+	+	+	+	+
		أجزاء نبات	+	+	+	+	+
<i>Lucilia</i> <i>Calliphora</i> <i>Glossina</i>	اليرقة	الحشرة الكاملة	—	—	—	+	—
		الحشرة الكاملة	—	—	—	—	—
		لحم	+	+	—	—	—
	الحشرة الكاملة	سكريات	ضعيف	—	+	+	+
		دم	+	?	ضعيف	—	—

والبروتين واللياز فقط أما باقي الأنزيمات الهاضمة للمواد النشوية والموجودة في القناة الهضمية للنحل العادي فإنها تُنتج بواسطة البكتريا .

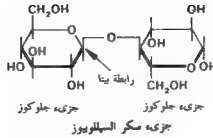
المواد النشوية (الكربوهيدراتية) : تُمتص المواد النشوية عموما على صورة سكريات أحادية ، وبالتالي فإنه قبل عملية الامتصاص يجب تحليل السكريات الثنائية والسكريات العديدة إلى سكريات أحادية ، وهذا تفاعل معقد يحدث جزئيا في جدار القناة الهضمية بفعل انزيمات مختلفة . ومن الضروري وجود انزيمات مختلفة عادة لحدوث تحليل لسلاسل السكريات المختلفة . فمثلا المركبات التي تتكون من جلوكوز أو جلاكتوز أو تحتوى على روابط مختلفة ألفا أو بيتا بين جزئيات السكر ، يلزم لها إنزيمات مختلفة .

السكريات الثنائية : السكريات الثنائية المعروفة هي المالتوز والتركبوز والسكرور حيث تحتوى جميعها على جزئيات جلوكوز التي ترتبط مع الجزء الثاني بواسطة رابطة ألفا .

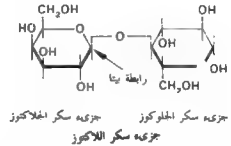
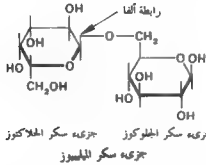


تتحلل كل هذه السكريات بواسطة أنزيم ألفا - جلوكوسيداز. وهو الأنزيم الذي يهاجم الرابطة ألفا في جزء الجلوكوز . وهو أنزيم الانتفرتاز العادي الذي يوجد في الحشرات ، بالرغم من وجود أنزيم بيتا فركتوسيداز أيضا في الذباب من جنس *Calliphora* .

توجد مركبات بيتا جلوكوسيدات طبيعيا (ساليسين ، أربوتين ، سيلوبيوز) وهي عادة من أصل نباتي ، وبالتالي فإن النشاط العالي لأنزيم بيتا - جلوكوسيداز يوجد في الحشرات التي تتغذى على نباتات غضة .

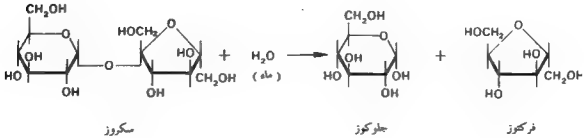


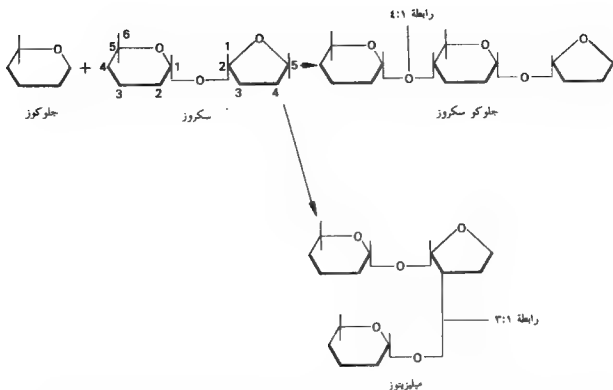
ومجموعة انزيمات الجلو كوسيداز هي عبارة عن الانزيمات المعروفة التي تحلل الجلو كوسيدات ، ولكن انزيم ألفا جلاكتوسيداز الذى يحلل مركبات مثل سكر ميليبوز أمكن استخلاصه من الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ومن الجراد الصحراوى وإنزيم جلاكتوسيداز الذى يحلل سكر اللاكتوز أمكن استخلاصه من الجراد الصحراوى .



بالاضافة إلى ما سبق توجد انزيمات أخرى أكثر تخصصا ولكنها تحلل مادة واحدة من مواد التفاعل . ففي الجراد الصحراوى ، بالاضافة الى وجود أنزيم ألفا جلوكوسيداز العام الذى يحلل سكر التريالوز مع باقى مجموعة ألفا جلوكوسيدات ، من المحتمل وجود أنزيم ألفا جلوكوسيداز خاص الذى يحلل التريالوز فقط (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

في تحليل المواد النشوية يعتبر الماء المستقبل النموذجى لجزيئات السكر :





ولكن سكريات أخرى يمكن أن تعمل جيداً وبالتساوى كمستقبلات لتكوين السكريات ذات الجزيئات القليلة ، وبالتالي فإنه عند تحليل السكروروز تعمل جزيئات أخرى من السكروروز كمستقبلات لتكوين السكريات الثلاثة المسماة جلوكوسكروروز وميليبيتوز .

وهذه السكريات الثلاثة يمكن أن تستقبل جزيء جلوكوز آخر لتكون سكريات رباعية وتسمى هذه العملية عملية انتقال الجلوكوسيدات . وتحدث نفس هذه العملية عند تحليل سكر المالتوز ، حيث يعاد تكوين المالتوز بواسطة الجلوكوز الناتج من التحلل كمستقبل (باين ، إيفانز Payne & Evans عام ١٩٦٤) .

لا تحدث عملية انتقال الجلوكوسيدات مع التريبالوز لأنه من المحتمل أن يكون للإنزيم المناسب درجة عالية من التخصص للماء كمستقبل مثل ماله من درجة عالية من التخصص لمادة التفاعل . ففي بعض أنواع الما يوجد إنزيمات من ألفا - جلوكوسيداز ولكل منهما تخصص إستقبالي مختلف عن الآخر عند مهاجمته لجزيء السكروروز ، فالإنزيم الأول يؤثر بإضافة جزيء جلوكوز إلى ذرة الكربون الرابعة (C-4) لجزيء الجلوكوز الموجود في السكروروز لتكوين الجلوكوسكروروز ، بينما الإنزيم الآخر يؤثر بإضافة جزيء جلوكوز إلى ذرة الكربون الثالثة (C-3) لجزيء الفركتوز الموجود في السكروروز لتكوين سكر الميليبيتوز الذي يشيع وجوده في النخلة العسلى التي تعتبر السائل المائي الذي يتم إخراجها بحالة مستمرة أثناء تناول الما طعامه (أو كلار Auclair عام ١٩٦٣) .

السكريات العديدة : يتحلل النشا النباقي إلى سكر المالتوز بينما يتحلل النشا الحيواني (الجليكوجين) إلى جلوكوز ، ويتم ذلك بفعل انزيم الأميلاز الذى يحفز تحليل الروابط الجلوكوسيدية ٤:١ في السكريات العديدة . ويوجد نوعان من الاميلاز يعملان في اتجاهين مختلفين ؛ الأميلاز الخارجى الذى ينزع جزيئات سكر المالتوز من نهايات جزيء النشا النباقي ويؤدى ذلك إلى زيادة مربعة في تركيز المالتوز ، والأميلاز الداخلى الذى يهاجم الروابط داخل جزيء النشا النباقي ويؤدى ذلك إلى زيادة بطيئة في تركيز المالتوز ، ويتم هضم النواتج ثانيا بالطريقة العادية بواسطة مجموعة إنزيمات ألفا جلوكوسيداز .

بالرغم من أن كثير من الحشرات تقتات النباتات والخشب ، توجد قلة منها تتغذى على انزيم السيلولاز الذى يحلل السيلولوز . وعند عدم وجود انزيم السيلولاز الذى يحلل السيلولوز يجب على الحشرات أن تتغذى إما على محتويات الخلايا بدون هضم الجدر الخلوية أو أن هذه الحشرات تعتمد على الكائنات الحية الدقيقة التى تعيش لها السيلولوز . فبالنسبة ليرقات الخنافس ثاقبات الخشب توجد عدة طرق لهضم السكريات العديدة : فالحشرات التابعة لعائلة Lyctidae لا يوجد انزيم سيلولاز بقناتها الهضمية ولذلك فهى تتغذى على المحتوى الخلوى فقط . أما الحشرات التابعة لعائلة Scolytidae فإنه لا يوجد انزيم سيلولاز ، فى قناتها الهضمية بل يوجد إنزيم هيميسيلولاز الذى يهاجم مركبات الهيميسيلولوزات ومخاليط البنتوزات وهكسوزانات والسكريات العديدة . أما الحشرات التابعة لعائلة Cerambycidae ، Anobiidae فيوجد بالقناة الهضمية انزيم السيلولاز وبالتالي يمكن لهذه الحشرات الاستفادة من جدر الخلايا بمثل درجة استفادتها من المحتويات الخلوية .

تم التعرف أيضا على أنزيم السيلولاز فى حشرة *Ctenolepisma* (تابعة لرتبة ذات الذنب الشعرى) وفى الجراد الصحراوى (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) . ويكون نشاط إنزيم السيلولاز ضعيفا فى الجراد الصحراوى وبالتالى يصنع هذا الأنزيم قليل الأهمية نظرا لسرعة مرور الطعام خلال أجزاء القناة الهضمية . أما إذا جاعت الحشرة يمكن للطعام أن يبقى فى القناة الهضمية لفترة أطول وبالتالى يصبح لأنزيم السيلولاز بعض التأثير على الطعام . يعمل انزيم السيلولاز على تحليل السيلولوز إلى وحدات من سكر سيللوبيوز التى تتحلل بعد ذلك بفعل إنزيم بيتا جلوكوسيداز .

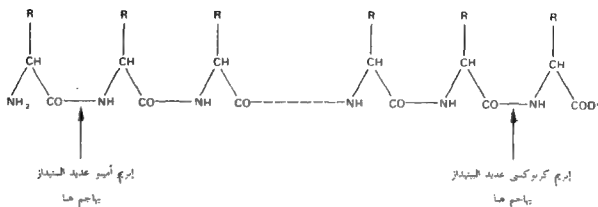
لا يوجد إنزيم السيلولاز فى القناة الهضمية لليرقات التابعة لفوق عائلة Scarabaeoidea والتى تأكل الخشب المُعطّن ولكن هذا الخشب يبقى فى كيس فى المعى الخلفى وتحتفظ به الحشرة بواسطة الأشواك المتفرعة التى تخرج من الانتيما . فى هذا الكيس تعيش أيضا البكتريا التى تناولتها الحشرة مع الخشب وتستمر هذه البكتريا فى تخمر الخشب وتغذيته والاستفادة منه ، وعندما تموت البكتريا فإنها تُهضم بفعل انزيمات الحشرة التى تمر للخلف من المعى الأوسط إلى المعى الخلفى . بعد هضم البكتريا الميتة تُمتص نواتج الهضم خلال جدار الكيس حيث تكون طبقة الانتيما الموجودة بين الأشواك رقيقة جدا .

في حشرات أخرى تأكل الخشب توجد كائنات حية دائمة في القناة الهضمية وترتبط بهضم السيلولوز ، وبالتالي فإنه في يرقات الخنافس *Rhagium* توجد البكتيريا التي تحلل السيلولوز ، بينما في الصرصور *Cryptocercus* توجد سوطيات (حيوانات أولية) مختلفة تقوم بهضم السيلولوز . وينطبق ذلك على يرقات وجنود وشغالات معظم حشرات الخشب الأبيض آكلة الخشب ، ولكن ذلك لا ينطبق على الحشرات التابعة لعائلة *Termitidae* . توجد السوطيات بأعداد ضخمة في انتفاخ المعى الخلفي ، فقى شغالات *Zootermopsis* (من رتبة متساوية الأجنحة) تشكل السوطيات ثلث الوزن الرطب للحشرة . وتبلغ السوطيات أجزاء الخشب الصغيرة والتي تتحلل بداخلها إلى جلوكوز ، وفي حشرة *Cryptocercus* يخرج الجلوكوز من هذه الحيوانات الأولية إلى تجويف القناة الهضمية ، وبواسطة انقباضات المعى الخلفي يُدفع الجلوكوز منه للأمام إلى المعى الأوسط حيث يُمتص . وفي حشرة *Zootermopsis* يحتجز الجلوكوز في السوطيات وتستمر عملية التخمر اللاهوائي مع أقصى انطلاق لثاني أكسيد الكربون والأندروجين والأحماض العضوية وخاصة حمض الخليك ، وهذه الأحماض تستعمل بعد ذلك كمصدر للكربون في الحشرة (جراسي *Grasse* عام ١٩٤٩) ونتيجة لنشاط السوطيات يمكن تمثيل حوالى ثلثي الطعام الذى تتناوله الحشرة .

حيث أن السوطيات تعيش في المعى الخلفي ، فإنها تُفقد عند كل إنسلاخ عند تبديل الانتيما (الجليد) القديمة بأخرى حديثة ، ثم يتابع تناول الطعام يتم تجديد مستعمرة الحيوانات الأولية في المعى الخلفي . يهلك كثير من السوطيات أثناء مرورها عبر الفكوك العليا ومقدم المعدة في الحشرة وتهضم في المعى الأوسط ، ولكن الباقي منها والذي نجا من الهلاك يمر إلى المعى الخلفي حيث يبقى فيه . وعملية المرور عبر القناة الهضمية للحشرة تستغرق حوالى ساعتين . لا تعتبر حشرة *Cryptocercus* من الحشرات الاجتماعية وبالتالي لا يمكن حدوث عملية تجديد مستعمرة الحيوانات الأولية عن طريق الأكل الاجتماعى ولكن هنا يلاحظ أن جزء من السوطيات تتحرك الى أن تصل إلى الفراغ الذى يحدث بين الطبقة الجلدية في المعى الخلفي وبين الانتيما وذلك قبل حدوث عملية الانسلاخ والتخلص من الانتيما ، وعند الانسلاخ فإن هذه السوطيات (التى إما أن تظل بحالة نشطة أو تكون متحوصله) لا تُفقد بل أنها تشكل نواة مجموعة السوطيات في العمر الحشرى التالى .

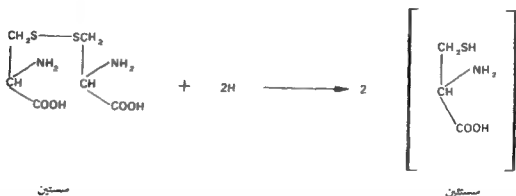
تعتبر السوطيات الموجودة في الحشرات متخصصة وعموما فهي تتكون من ست رتب من السوطيات وعدة عائلات من رتبة *Trichomonadina* وكلها تشكل مكونات القناة الهضمية من الحيوانات الأولية في الحشرات ، ففى حشرة *Cryptocercus* يوجد بقائنا الهضمية ١٣ جنس ، ٢٥ نوع من السوطيات .

البروتيتات : تحوى الحشرات على مجموعة من الانزيمات التي تحلل البروتينات . فيوجد البروتيناز الذى يشبه التربسين حيث ينتج في المعى الأوسط ويحلل البروتين إلى ببتونات وببتيدات عديدة ، وهذه المركبات الأخيرة يعمل عليها مجموعة إنزيمات الببتيداز التي يوجد بعضها في تجويف القناة الهضمية ، أما معظمها فتوجد في الخلايا الظلامية وهذا يدل على أن معظم الببتيدات تُمتص قبل إجراء أى عمليات هضم لاحقة عليها . توجد أنواع مختلفة من مجموعة انزيمات الببتيداز : إنزيم كربوكسى عديد الببتيدية الذى يهاجم السلسلة الببتيدية من نهاية مجموعة الكربوكسيل ($-COOH$) شريطة وجود انزيم التربسين أو الأحماض الأمينية الخاصة الأخرى في السلسلة ؛ وانزيم أمينو عديد الببتيداز الذى يهاجم السلسلة من نهاية مجموعة الأمين ($-NH_2$) ؛ إنزيم ثنائى الببتيداز الذى يحلل كل الببتيدات الثنائية .

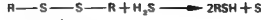


بعض الحشرات لها القدرة على هضم البروتينات الحيوانية الجامدة مثل الكيراتين والكولاجين . والكيراتين هو البروتين الذى يوجد فى الصوف والريش ويتكون من سلاسل ببتيدية عديدة تحتوى على أحماض أمينية بها كبريت وترتبط مع بعضها بواسطة روابط ثنائية الكبريتيد تجعل البروتين كله مستقر ومتوازن . ويمكن للقمل القارض المتطفل على الطيور ويرقات بعض الحشرات التابعة لعائلتي Dermestidae ، Tineidae هضم الكيراتين ؛ بينما يمكن للحشرات التابعة لجنس *Tinea* (من رتبة حرشفية الأجنحة) أن تستفيد من حوالى ٤٧٪ من الصوف الذى تناولته كطعام لها .

وقد وجد أن حشرة *Tineola* على الأقل تحتوى على انزيم الكيراتيناز ولها القدرة على هضم الكيراتين تحت الظروف اللاهوائية ، وينتج عن هذا الهضم تحرر السستين Cystine الذى من المحتمل أن يفتزل إلى سستين Cysteine بفعل الأنزيم المختزل للسستين Cystine Reductase .



بعد ذلك يتحلل السستين بفعل انزيم سستين ديسلفيدراز ليكون كبريتيد الأيدروجين . ويلاحظ أن كل من السستين وكبريتيد الأيدروجين يعتبران مواد مختزلة سوف تشجع على كسر الروابط ثنائية الكبريتيد فى الكيراتين وبالتالي تسهل نشاط الانزيم :



رابطه ثنائية الكبريتيد التي تربط ملامس البروتين في الكرتين

تنتج يرقات *Hypoderma* (من رتبة ثنائية الأجنحة) وبعض أنواع حشرة *Blowfly* إنزيم الكولاجيناز الذي ينشط على كولاجين الأنسجة الحيوانية ، فتضع حشرة نغف جلد البقر *Hypoderma* البيض على شعر العائل ، وبعد الفقس تنقب جلد العائل وتدخل بين أنسجته .

الدهون : تنتج كثير من الحشرات مجموعة إنزيمات الليباز التي تحلل الدهون إلى أحماض دهنية وجليسرول ، وهذا التحلل لا يكتمل لأن الأحماض الدهنية تصبح مرتبطة بالدهن المتحلل جزئيا وتزيج الأحماض الدهنية الأنزيم وتزله من السطح الذي يقع بين الماء والزيت . ويعتبر هذا السطح هو مكان عمل ونشاط إنزيم الليباز وبالتالي فإن أى تحلل لاحق لا يتم .

يعتبر هضم دودة الشمع لشمع النحل حالة خاصة في هضم الدهون حيث أن قرص العسل يشكل الجزء الأكبر من طعام هذه اليرقات برغم أنها تقدر على الحياة بلونه ، ويتكون شمع النحل الذي يصنع منه قرص العسل من خليط من الإسترات والأحماض الدهنية ومركبات عضوية تحتوي على الأيدروجين والكربون (مركبات الهيدروكربون) . ويمكن ليرقة دودة الشمع أن تستفيد من حوالي ٥٠٪ من الشمع الذي تأكله ، وبالذات الأحماض الدهنية وبعض المواد غير القابلة للتصين وبعض مركبات الهيدروكربون . ولأن لا يعرف ما تلعبه البكتريا من دور في هضم الشمع . ففي تجربة عَقِمت فيها اليرقات من البكتريا ووجد أن هذه اليرقات يمكنها هضم بعض المركبات الدهنية حيث تمضض حمض ستيريك وكحول هسادسيل وستيرات اكتادسيل ولكنها لا يمكنها هضم إسترات كحول ميريثيل الذي يكوّن الجزء الأكبر من الشمع .

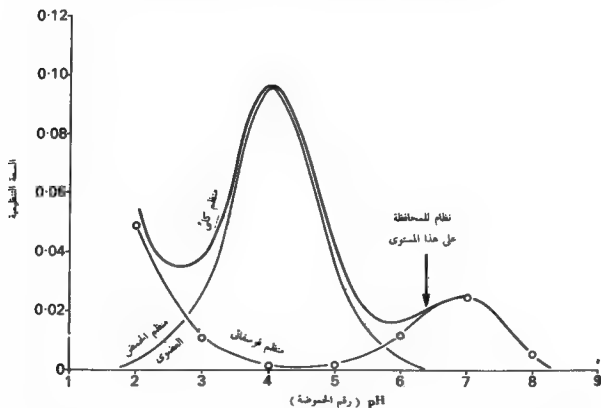
من المعروف أن الحشرة تنتج إنزيم الليباز ومن الممكن أيضا إنتاج إنزيمي الليسيثيناز وكولين استراز ولو أن هناك آراء تعارض أقام معظم عمليات هضم الاسترات والأحماض الدهنية نتيجة النشاط البكتيري (جلمور Gilmour عام ١٩٦٦) .

١ - ١ - ٣ النشاط الأنزيمي

تصل الأنزيمات إلى أقصى نشاطها تحت بعض الظروف والتي من أهمها رقم حموضة الوسط الذي تعمل فيه ودرجة الحرارة .

رقم الحموضة pH : يتأثر رقم حموضة المعى الأمامي بدرجة كبيرة بالطعام حيث يختلف هذا الرقم باختلاف مكونات الغذاء ، ولا يوجد مواد منظمة لاختلاف أرقام الحموضة في هذا الجزء من القناة الهضمية ، فقد وجد في الصراصير أنه عند تناولها طعام بروتيني يكون رقم الحموضة في المعى الأمامي ٦.٣ أما إذا تناولت سكر فيكون رقم الحموضة ٨.٥ وعندما تتناول جلوكوز يتراوح هذا الرقم ما بين ٥.٤ و ٨.٤ . والحموضة العالية في حالة تناول سكريات ترجع إلى الكائنات الحية الدقيقة التي تنتج أحماض عضوية .

يُنظَّم رقم الحموضة عادة في المي الأوسط بحيث يكون ثابتا نسبيا مهما اختلفت مكونات الطعام . ففي النحل يوجد طريقتان لتنظيم رقم الحموضة ، الأولى عن طريق مجموعة مغلقة من الأحماض العضوية وأملاحها ويبلغ أقصى تأثير لها عند رقم حموضة ٤٫٢ . أما الطريقة الثانية فهي سلسلة من الفوسفات أحادية الأيدروجين والفوسفات ثنائية الأيدروجين وتبلغ أقصى تأثير عند رقم حموضة ٦٫٨ (شكل ١ - ٢) . وتحافظ هاتان الطريقتان على ثبات رقم الحموضة عند حوالي ٦٫٣ . في صرصور الضيق والنطاطات ويرقات حرشفية الأجنحة يكون للفوسفات تأثير بسيط كمنظم لرقم الحموضة وهنا قد يرجع التنظيم إلى الأحماض الضعيفة بما فيها الأحماض الأمينية وأملاحها وإلى البروتينات أيضا . وفي البعوض لا يوجد تنظيم واضح لرقم الحموضة في المي الأوسط حيث يرتفع رقم الحموضة في المي الأوسط بعد تناول وجبة الدم إلى ٧٫٣ وهو الرقم العادي للدم الذي تناوله .



شكل (١ - ٢) : السمة الطبيعية لحيوانات المي الأوسط في لحظة الفصل من جس *Apis* رقم الحموضة القياسي في المي الأوسط يمكن توقعه بـ ٤٫٢ عادة بسيطة للسمة الطبيعية .

يتراوح رقم الحموضة في المي الأوسط ما بين ٦٫٠ ، ٨٫٠ (داي ، ووترهاوس Day & Waterhouse عام ١٩٥٣ ، هوس House عام ١٩٦٥ - أ) ولكن في يرقات حرشفية الأجنحة يتراوح هذا الرقم عادة ما بين ٨٫٠ ، ١٠٫٠ . ويلاحظ أن رقم الحموضة القلوي يكون غالبا في الحشرات آكلة النباتات النضجة عن الحشرات آكلة اللحوم ولكن يوجد كثير من الاستثناءات . ففي الصرصور الأمريكي وفي حشرة *Cydia* التابعة لحرشفية الأجنحة يتساوى رقم الحموضة في المي الأوسط لكلاهما ولكن توجد اختلافات في رقم الحموضة بين الأجزاء

١ - ١ - ٤ التحكم في افراز الانزيم

في الحشرات التي تعيش على تناول الطعام باستمرار وبجالة ثابته يكون إنتاج الانزيمات فيها بجالة مستمرة ، بينما في الحشرات الأخرى يكون هذا الانتاج خلال فترات متقطعة . ويضعف النشاط الانزيمى في الحشرة عند تجويعها ، ولكن في الضرور الألمانى يظل بعض النشاط الانزيمى مستمرا لعدة أيام من بداية الجوع . وعندما تتناول هذه الحشرة طعامها مرة أخرى فإن النشاط ينخفض مؤقتا ويتلو ذلك ارتفاع تدريجى يوم لعدة ساعات يحدث خلالها تنبيه لجميع الانزيمات بغض النظر عن طبيعة الطعام .

يختلف النشاط الانزيمى باختلاف درجة نمو الحشرة وبفصول السنة ، فمثلا في يرقة دودة القز يتضاعف نشاط إنزيم الأميلاز في الستة أيام الأولى من العمر اليرقى . وفي شغالات نحل العسل يظهر نشاط قليل نسبيا لإنزيم الأنفرتاز في الربيع المبكر وفي الخريف .

تبدو التغذية العصبية للقناة الهضمية كأعصاب محركة في معظمها وتتحكم في العضلات وبالتالي فإنه لا يوجد أساس تشريحي للتحكم العصبى في افراز الانزيمات . وقد ينتج افراز الانزيمات من التنبيه المباشر للخلايا المفرزة للانزيمات بواسطة الطعام أو بواسطة التحكم الهرمونى . ففى ذبابة *Calliphora* لوحظ أن تناول غذاء بروتينى يهيه الخلايا العصبية المفرزة للهرمونات الوسطية في المنخ لإنتاج هرمون يعمل على الخلايا الطلائية في المعى الأوسط وينتج عن ذلك تحرير وانطلاق لانزيم البروتياز (تومسون ، مولر Thomsen & Moller عام ١٩٦٣) .

لا يعرف على وجه الدقة مصير انزيمات القناة الهضمية ولكن توجد حالات نادرة تتواجد فيها هذه الانزيمات في المعى الخلفى .

١ - ٢ الامتصاص Absorption

تُمتص نواتج الهضم في المعى الأوسط وقد تحدث في نطاق ضيق في المعى الخلفى حيث يعاد امتصاص بعض المركبات من البول ، ولكن للآن لا توجد أى أدلة تشير إلى وجود أى امتصاص في المعى الأمامى .

والخلايا التي تقوم بعملية الامتصاص هى نفسها التي تقوم بإنتاج الانزيمات باشكالها المختلفة من حيث دورة نشاطها . وينطبق ذلك على بعض الحالات على الأقل . ومن المعروف أن امتصاص جميع المواد يتم على صورة سائلة حيث لا تحدث عملية البلعمة (امتصاص حبيبات الغذاء الجافة) .

يكون الامتصاص إما عملية عادية أو عملية نشطة ، ويعتمد الامتصاص العادى أساسا على التركيزات النسبية للمادة في القناة الهضمية وخارجها ، حيث يحدث الانتشار من التركيز الأعلى إلى التركيز الأقل . بالإضافة إلى ذلك فإنه في حالة المحاليل الالكترونية يُلاحظ أن الميل إلى المحافظة على التوازن الكهربائى داخل وخارج القناة الهضمية يتفاعل مع الميل إلى انتشار المادة المركزة . تتضمن الحركة العادية للماء حلوث حركة من السائل ذو الضغط الأسموزى المنخفض إلى السائل ذو الضغط الأسموزى العالى . ويعتمد الامتصاص النشط على بعض العمليات الأيضية اللازمة لحركة المادة ضد تركيزها (أى من الأقل تركيزاً إلى الأعلى تركيزاً وهذا عكس الامتصاص العادى) أو ضد الجهد الكهربائى للمادة .

١ - ٢ - ١ المواد النشوية (الكربوهيدراتية)

تُمتص المواد النشوية أساساً على هيئة سكريات أحادية . ويحدث امتصاص هذه المواد في الصرصور الأمريكي وفي الجراد الصحراوي في المعى الأوسط . وخاصة في الزوائد الأعورية التابعة لهذا المعى . وتعتمد عملية امتصاص السكريات الناتجة من تحلل المواد النشوية الأكثر تعقيداً على الانتشار من التركيز العالي في القناة الهضمية إلى التركيز المنخفض في الميمولف . وتُسَهِّل هذه العملية بواسطة التحول المباشر للجلوكوز إلى سكر تريالوز في الجسم الدهنى الذى يحيط بالقناة الهضمية وبالتالي لا يرتفع تركيز الجلوكوز في الدم أبداً . وإذا كان تركيز الجلوكوز في القناة الهضمية عالياً جداً فإن الانتشار يحدث بسرعة كبيرة في البداية حيث لا تتمكن آلية تحويله الى تريالوز من مسايرة سرعة الانتشار وتكون النتيجة تراكم الجلوكوز في الميمولف ، وتظهر الصورة النهائية لهذه العملية على هيئة انخفاض معدل الانتشار عبر جدار القناة الهضمية وبالتالي ينخفض معدل الامتصاص . ومن الناحية العملية لا يظهر التركيز العالى جداً في المعى الأوسط بل يتم تنظيم ذلك بواسطة معدل تفريغ الحوصلة وتسرب المادة النشوية للمعى الأوسط حيث يكون معدل التفريغ منخفضاً عندما يكون تركيز السكر مرتفعاً .

يزيد تحويل الجلوكوز إلى سكر التريالوز الثنائى من الوزن الجزيئى ، وبالتالي تنخفض امكانية الإنتشار العكسي للسكر إلى القناة الهضمية . وهناك عامل آخر يؤيد الانتشار الداخلى وهو امتصاص الماء الذى ينتج عن زيادة تركيز السكريات في القناة الهضمية وبالتالي يصبح انتشار المادة عظيماً .

يتم امتصاص سكري المانوز والفركتوز بنفس طريقة امتصاص الجلوكوز ولكن بدرجة أقل وذلك لأن تحويلهم إلى تريالوز يكون أقل سرعة وبالتالي فإن تركيزهما عبر جدار القناة الهضمية يكون أقل أهمية .

في يرقات الأيديدس *Aedes* (من رتبة ثنائية الأجنحة) يظهر الجليكوجين (النشا الحيوانى) في خلايا الجزء الخلفى من المعى الأوسط بعد تناول الحشرة للجلوكوز . ومن الممكن القول ان سرعة التحويل الى جليكوجين قد تحافظ على تركيز الجلوكوز من تحييف القناة الهضمية لدخول الحشرة ، ولكن في حشرة *Phormia* (من رتبة ثنائية الأجنحة) ويرقات أخرى من نفس الرتبة يكون تركيز الجلوكوز في الميمولف في الحالة العادية عالياً وبالتالي فإن امتصاص الجلوكوز يجب أن يتبعه عملية أخرى ومن المحتمل أن تكون عملية امتصاص نشط .

١ - ٢ - ٢ البروتينات

من المسلم به عموماً أن البروتينات تمتص بعد تحليلها الى أحماض أمينية . يحدث الامتصاص أساساً من المعى الأوسط ، وتعتبر الزوائد الأعورية على وجه الخصوص هامة في امتصاص الجليسين والسيرين في الجراد الصحراوى ، ولكن الأحماض الأمينية التى تمر للخارج في البول من أنابيب ملبىجي يعاد امتصاصها أيضاً في المستقيم . وفي بعض الأحيان تمتص البروتينات بدون أى تغير ثم تُعْرَى عليها عمليات الهضم داخل الخلايا ، فمثلاً من المعروف أن خلايا المعى الأوسط لحشرة الرودنيس وقمل الانسان تمتص الميموجولين بدون حدوث أى تغير فيه .

تعتمد طريقة امتصاص الأحماض الأمينية على تركيزاتها النسبية في الطعام وفي الميمولف ، فبعضها يوجد بتركيزات أعلى في الطعام عنها في الميمولف وهنا تحدث عملية الامتصاص بواسطة الانتشار العادى ، وبعض هذه الأحماض مثل الجليسين والسيرين في الجراد الصحراوى تكون أعلى في الميمولف ، ولكن امتصاص الماء من القناة

المضمية يعكس التركيزات وبالتالي فإن الانتشار مرة أخرى يبقى عملية إمتصاصهما . وهناك اعتقاد بان الانتشار قد يخافظ على سرعة أيض الأحماض الأمينية الممتصة . وقد بسى هذا الاعتقاد من حدوث تراكم للجليكوجين في خلايا الزوائد الأعورية ليرقات بعوضة الأيديدس بعد أن تأكل اليرقات الكازين أو الألابين أو حمض الحلوتاميك . ومن المحتمل أن يعتمد امتصاص الأحماض الأمينية الأخرى على آلية نشطة نوعية مفضلا ذلك على عملية الانتشار وحدها . وعموما فهذا يختلف من حشرة إلى أخرى معتمدا على تركيب المادة الغذائية والميمولف .

١ - ٢ - ٣ الدهون

ما يعرف الآن عن عملية امتصاص الدهون يعتبر قليلا ولكن من الممكن أن الدهون تمتص أحيانا دون حدوث أى تغير فيها .

وتمتص بواتج الشمع المهضوم على صورة مفسفرة ثم تحدث عملية إذالة الفسفرة في الخلايا الطلائية . ويرى حلمور (Gilmour) عام ١٩٦١ أنه تحدث عملية استرة للكولسترول في البداية حتى يمتص .

يحدث أيضا امتصاص الدهون أساسا في المعى الأوسط ، فمثلا تحدث هذه العملية في الزوائد الأعورية للصرصور الأمريكى ، وفي الجزء الأمامى للمعى الأوسط في يرقة بعوضة الأيديدس وفي الجزء الأمامى والجزء الخلفى للمعى الأوسط في يرقة حشرة Blowfly . هذا وتوجد بعض الأدلة التى تشير إلى امتصاص الدهون من المعى الخلفى للحشرات الكاملة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة .

١ - ٢ - ٤ الماء

يُمتص الماء من أجزاء مختلفة من المعى الأوسط ، فمثلا في يرقة بعوضة الأيديدس والجراد الصحراوي يمتص الماء في الزوائد الأعورية بينما يمتص في الجزء الأمامى من المعى الأوسط في حشرة Glossina ، بينما يمتص في المنطقة الوسطى من المعى الأوسط في يرقة ذبابة Lucilia . بالإضافة إلى ذلك تقوم كثير من الحشرات بإعادة امتصاص الماء من البول من خلال حلمات المستقيم . ولكن حينما يكون للحشرة احتياج بسيط للماء المخفوظ داخل جسمها (كما في الحشرات التى تعيش في ماء حار والتي تتبع متحانسة الأجنحة ويرقات الحشرات كاملة التطور التى تعيش على طعام سائل) فإنه لا تحدث عملية إعادة امتصاص الماء وربما تغيب حلمات المستقيم (ووتر هوس ، داي Waterhouse & Day عام ١٩٥٣) . وقد وجد أن بعض الماء يمكن أن يعاد امتصاصه من بول حشرة Carausius في الملقاوى .

يتضمن امتصاص الماء وجود تحركات عادية وأخرى نشطة للماء . ويعتمد الامتصاص العادى على الضغط الاسموزى للميمولف الذى يفوق الضغط الاسموزى لمحتويات القناة الهضمية ، وإذا كان العكس صحيحا فإن الماء قد ينسحب من الميمولف . في يرقة ذبابة Lucilia تعمل حموضة المعى الأوسط على تخزين بروتين الطعام وهذه العملية تخفض الضغط الاسموزى لمحتويات القناة الهضمية وبالتالي تُسهّل عملية الامتصاص . يحدث الانتقال النشط ضد الضغط الاسموزى وبالتالي يزداد الامتصاص فيحدث تشعب بالماء . ففي يرقة Sialis (من رتبة Megaloptera ضخمة الأجنحة) يرتبط النقل النشط بتمثيل أيونات الصوديوم .

يمكن للحشرة أن تنظم كمية الماء من المستقيم حسب احتياجاتها . ففي الجراد الصحراوي من المحتمل حدوث هذا التنظيم عن طريق التغيرات في التفاضلية العادية لجدار المستقيم (فيليبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) .

١ — ٢ • الأيونات غير العضوية

تتمتع الأيونات غير العضوية في المعى الأوسط وبعاد امتصاصها من السوائل في المستقيم . وقد توجد مناطق معينة لامتصاص الأيونات المختلفة في المعى الأوسط . ففي يرقة ذبابة *Lucilia* توجد منطقة صغيرة في منتصف المعى الأوسط يمتص فيها الحديد بينما يمتص النحاس في منطقتين صغيرتين تتميز بوجود خلطيط من الخلايا المحبة للدهون والخلايا المحبة للنحاس (شكل ١ — ٣) بينما تمتص الحشرة الكاملة لنفس الذبابة النحاس في الجزء الأمامي والجزء الخلفي من المعى الأوسط .

وقد وجد أن جهد محتويات المستقيم في الجراد الصحراوي يكون موجبا بالنسبة للهيمولف (+ ١٥ إلى + ٣٠ ملليفلت) وبالتالي فإن أيونات الكلور تخضع للامتصاص النشط . وتمتص كاتيونات الصوديوم والبوتاسيوم بطريقة عادية ولكن بكميات وفيرة بالنسبة لتركيزاتها في الهيمولف مما يعتقد أنهما أيضا تمتصا بالطريقة النشطة .

وتمتص البوتاسيوم بسرعة أعلى عشر مرات من امتصاص الصوديوم عند نفس التركيز في المستقيم ويوضح ذلك النفاذية الاختيارية لجدار المستقيم (فيليبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) . وترتفع هذه الثلاثة أنواع من الأيونات (الصوديوم والبوتاسيوم والكلور) ضد تركيزات المواد المشبعة جدا بالماء ، ولا يرتبط ذلك بامتصاص الماء نظرا لكون الماء قد يتدفق في الاتجاه المعاكس . ولا يطبق ذلك دائما على جميع الحالات ، ففي يرقة حشرة *Sialis* يظهر الامتصاص النشط لأيونات الصوديوم على أنه مرتبط بامتصاص الماء ، بينما يكون فرق الجهد بين المستقيم والهيمولف كافيا لحدوث امتصاص البوتاسيوم ويحدث نفس النظام في يرقة البعوضة المصرية *Aedes aegypti* حيث يكون امتصاص الصوديوم من المستقيم بالطريقة النشطة بينما يكون امتصاص البوتاسيوم بالطريقة العادية .

لا يتم تخزين الأيونات في الخلايا الطلائية للمستقيم ، ويحدث هذا في الجراد الصحراوي على الأقل ، وتنطلق هذه الأيونات من الخلايا الطلائية إلى الهيمولف بالطريقة النشطة حيث توجد أيونات الصوديوم مثلا بتركيز عالٍ من الهيمولف يفوق تركيز نفس الأيون في الخلايا الطلائية (١٢٠ مللي مكافئ بالمقارنة بتركيز ٥٧ مللي مكافئ) وتكون الخلايا الطلائية مشحونة بشحنة سالبة بالنسبة للهيمولف (فيليبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) .

١ — ٣ كفاءة الاستفادة من الطعام

Efficiency of food utilisation

تختلف الكفاءة التي تستفيد بها الحشرة من الطعام باختلاف الحشرات . ففي كثير من الحشرات التي تتناول طعاما سائلا يوجد قليل من المخلفات الصلبة أو لا يوجد بالمرءة حيث قد تكون القناة الهضمية مسلوبة كما في اليرقات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة ، وهنا تكون الاستفادة في هذه الحشرات عالية جدا . ومن ناحية أخرى تكون الاستفادة في المن عمومًا ضعيفة حيث أن التدفق المستمر للعصارة النباتية في القناة الهضمية للحشرة يتبعه عبور معظم هذه العصارة للخارج من فتحة الشرج على هيئة ندوة عسلي . ويتم نزع حوالى ٥٠ — ٦٠٪ من

نيتروجين الطعام المتناول بالعصارة النباتية ، هذا وبالرغم من أن الاستفادة من السكريات تكون منخفضة عادة فإنه تحدث بعض عمليات التحليل للسكريات التي تؤدي إلى تكوين السكريات الأحادية (ذات ست ذرات كربون في الجزيء) والسكريات ذات الحزائيت القليلة وكلها سكريات تظهر في الندوة العسلية (أوكلاز Auclair عام ١٩٦٣) .

في الحشرات التي تأكل النباتات الغضة تكون الاستفادة عموما من الطعام قليلة ، حيث تستفيد حوريات العمر الخامس من الجراد الصحراوي من حوالي ٣٥٪ فقط من الوزن الجاف للطعام الذي تناولته ولكن حوريات العمر الأول تستفيد من ٧٨٪ من هذا الطعام (دافي Davey عام ١٩٥٤) . وينطبق ذلك ويتحقق في حالة وجود وفرة من الطعام . وإذا جُوعت الحشرة فإن الطعام يظل موجودا في قناتها الهضمية لفترات طويلة ومن المحتمل أن ترتفع كفاءة الاستفادة منه .

تستفيد يرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة من ٢٥ — ٤٠٪ من الوزن الجاف للطعام الذي تناولته ، أما الاستفادة من المواد المختلفة المكونه لهذا الطعام فإنها قد تختلف من حشرة إلى أخرى ، حيث تستفيد يرقات أفي دقيق الكرنب *Pieris brassicae* (من رتبة حرشفية الأجنحة) من الدهون أكثر من استفادة يرقات *Aglais urticae* (من نفس الرتبة) (إيفانز Evans عام ١٩٣٩) .

وقد أعتبرت بعض الدراسات الحديثة أن الاستفادة من الطاقة تعتبر المقياس الأكثر دقة للاستفادة الاختيارية من الاستفادة الكلية للطعام . فيرقات حشرة *Hyphantria* (من رتبة حرشفية الأجنحة) تستفيد من حوالي ٢٣٪ من الطعام الذي تناولة ولكنها تُمتل حوالي ٢٩٪ من القيمة الحرارية للطعام الذي تناولة (جيري Gere عام ١٩٥٦) ، وتمثل النطاطات التابعة لجنس *Orchelimum* حوالي ٢٧٪ من القيمة الحرارية للطعام (سمولي Smalley عام ١٩٦٠) .

بالرغم من أن المستويات العالية للاستفادة تُعبر عن الكفاءة من وجهة نظر التغذية فإن ذلك يتكافأ ويتوازن بواسطة عدة اعتبارات أخرى ، وقد نُحصّل (داد Dadd عام ١٩٦٠ — أ) على معدلات نمو أسرع ونسبة حياة أعلى للجراد من جنس *Schistocerca* ، *Locusta* عند إضافة كميات كبيرة من السليولوز في البيئة الصناعية وتنخفض الاستفادة إلى ٤٥ — ٥٠٪ بالمقارنة بنسب الاستفادة في الحالة العادية (٧٠ — ٨٠٪) . ومن ذلك يمكن الاستدلال على أن العوامل الآلية والقيمة الغذائية للطعام لهما أهمية في هذا الموضوع .

الفصل الثانى

التغذية

NUTRITION

يجب أن يحقق الطعام الذى تناولته الحشرة وهضمته الاحتياجات الغذائية لها واللازمة لنموها وتطورها بحالة طبيعية وهذه الاحتياجات معقدة . وبالرغم من ضرورة وجود معظم المواد الغذائية فى الطعام فإن بعض هذه المواد يمكن أن تحصل عليها الحشرة من مصادر أخرى . فبعضها قد يتراكم داخل الحشرة ويحتفظ به فى أطوار الحشرة الحديثة وبعضها يتم تخليقه فى الحشرة من مكونات غذائية مختلفة أخرى ، بينما قد تزود بعض الكائنات الحية الدقيقة الحشرة ببعض هذه المواد وبالأخص الأحماض الأمينية والفيتامينات ضرورية لحدوث أى نمو وتطور فى الحشرة كما وأن بعض المواد الأخرى تكون غير ضرورية ولكنها لازمة لحدوث نمو وتطور أمثل فى الحشرة .

وتعتبر المواد النشوية المصدر الأساسى للطاقة وبرغم ذلك فهي ليست ضرورية دائما ، وتعتبر لازمة عادة للنمو العادى . ويوجد حوالى عشرة أحماض أمينية تعتبر ضرورية للأنسجة وإنتاج الإنزيمات فى الحشرة . وعادة تعتبر الدهون ضرورية بكميات بسيطة فقط . ويعتبر الطعام المصدر الأساسى للإسترولات اللازمة لجميع الحشرات حيث لا تقدر على تخليقها . وتعتبر الفيتامينات المختلفة ضرورية فى الطعام الذى يعتبر المصدر الهام للأملاح غير العضوية أيضا .

فى حالة غياب بعض الاحتياجات أو فى حالة عدم وجود توازن بينها فى الطعام فإن النمو قد لا يحدث أو يكون ضعيفا ، كما قد تفشل عملية الانسلاخ :

يتأثر التلونين فى الحشرة أيضا ببعض عناصر الغذاء . أما فى الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة فإن تحديد أفراد المستعمرة يرتبط بالتغيرات الغذائية . ويعتبر المصدر الكافى من البروتين ضروريا فى إنتاج البيض .

أثناء تناول الحشرة لطعامها وأثناء النشاطات الأخرى للحشرة قد تحدث الإصابات ببعض الكائنات الحية الدقيقة لكن فى بعض أنواع الحشرات توجد الكائنات الحية الدقيقة بصفة دائمة ويعتبر وجودها ضرورى لنمو الحشرة بصورة طبيعية . فى بعض الأحيان تسكن هذه الكائنات الحية الدقيقة فى خلايا خاصة وتنقل من جيل لآخر . وتوجد الكائنات الحية الدقيقة عادة فى الحشرات ذات الطعام المحدود الذى ينقصه بعض المركبات الغذائية الضرورية وبالتالي قد تعد هذه الحشرة بهذه المركبات .

٢ - ١ الاحتياجات الغذائية

Nutritional requirements

من المتوقع أن تتساوى الاحتياجات الغذائية الأساسية لجميع الحشرات حيث تتشابه عمليات الأيض الأساسية فيها ، ولكن يوجد اختلافات في الاحتياجات الغذائية لأنواع الحشرات المختلفة ، وقد تزداد هذه الاختلافات نتيجة الاختلافات الحقيقية في الأيض بينها ، أو نتيجة وجود مخزون غذائي كافى متراكم بداخلها من الأطوار السابقة أو نتيجة قابلية الحشرة أو الكائنات الحية الدقيقة المرتبطة بها على تخليق بعض المركبات الغذائية .

٢ - ١ - ١ التخزين

أحيانا لا تحتاج الحشرة إلى مادة غذائية ضرورية في الطعام لوجود مخزون كافى منها متراكم داخل الجسم خلال فترة تناول الطعام السابقة والمبكرة . ويوجد نوعان هامان من المواد الغذائية المخزونة : الملح في البيضة والجسم الدهنى في اليرقة والحشرة الكاملة . ونظرا لصغر حجم البيض النسبى ، لا يتمكن البيض من تخزين العناصر الغذائية الأكثر مثل الجلوكوز في حالة وجود فائض عن احتياجات الجنين ولكن العناصر الغذائية الأقل مثل الفيتامينات قد توجد بكمية كافية لتلائم إحتياجات اليرقة المتطورة (جوردن Gordon عام ١٩٥٩) . ولا تخزن جميع العناصر الغذائية الأقل في البيضة حيث وجد حمض اللينولييك Linoleic في بيض الصرصور الألماني بينما لا يوجد الثيامين .

وحيث أن هذه المخازن تستهلك فإن الحشرة تحتاج إلى تزويد مستمر بالعناصر الغذائية عن طريق الطعام الذى تتناوله . هذا وقد وجد أن بيض الصرصور الألماني يحتوى على كمية كافية من إينوسيتول تكفى نمو الحشرة إلى العمر البرق الثالث ، بينما في بيض الجراد الصحراوي توجد كمية من بيتا كاروتين تكفى للنمو الطبيعي خلال طور الحورية كله ، ولكن إذا كان البيض موضوعا بواسطة إناث تعاني من نقص الكاروتين فإنه لن يوجد كاروتين مخزون في البيض وتصبح مادة ضرورية في طعام الحوريات يجب أن تتوافر لحث نمو الطبيعي (داد Dadd عام ١٩٦١ - ج) .

تخزن أكبر كمية من المواد الغذائية في الأجسام الدهنية لليرقات والحشرات الكاملة ، ويحدث ذلك مثلا في حالة الحشرات التابعة لرتبة حرشقية الأجنحة والتي لا تتناول طعاما في طور الحشرة الكاملة . تتراكم كميات كافية من المخزون الغذائى في اليرقة حتى تزود العمليات الأيضية في الحشرة الكاملة . وإذا تناول الجراد الحشرات في غذائه خلال العمرين الأول والثانى للحورية فإنه يقدر على أكمال نموه الى العمر الأخير للحورية بدون وجود للمواد النشوية في الطعام وذلك لأن الجراد يمكنه تراكم كميات كافية من المواد النشوية في الجسم الدهنى (داد Dadd عام ١٩٦٣) . يمكن أن تخزن العناصر الغذائية الأقل ، ففى يرقات *Anthonomus* (من رتبة غمديات الأجنحة) يتم تخزين كميات كافية من الكولين وإينوسيتول لتسمح بتطور البيض حتى في حالة غيابها في طعام الحشرات الكاملة . في بعض الحالات يمكن الحصول على المواد الغذائية من تحلل الأنسجة وبالتالي فإن المواد الغذائية اللازمة لتطور البالغ الذى يتوالد بكريا وتلك اللازمة لتطور صغار المن تشتت من التحلل الناتج للعضلات الجناحية .

٢ - ١ - ٢ التخليق بواسطة الحشرة

تختلف قدرة الحشرات على تخليق المواد الغذائية الضرورية . فبعض المواد مثل الأحماض النووية يتم تخليقها في

جميع الحشرات ، وهذا التخليق قد يكون كافيا للنمو . ولكن يتحسن النمو في حشرة الدروسوفيلا إذا وجد حمض الريبونيوكليك . من الطعام في بعض الأحيان يتم تصنيع الفيتامينات أيضا داخل جسم الحشرة ، كما يمكن للسواد الأعظم من الحشرات ، أن تُخلَق الكولين وحمض الاسكوربيك ، وتصنع حشرة *Tenebrio* حمض الليونيك بداخلها ولكن تحتاجه بكمية محسوسة في طعامها . وتقدر الحشرات على تخليق البيريلو كسين إلى حد ما بينما يمكن لثاقبات القصب الصغرى *Chilo* (من رتبة حشرية الأجنحة) أن تُخلَق كثير من الأحماض الأمينية غير الضرورية بجسمها .

٢ - ١ - ٣ الاحتياجات الغذائية للحشرات

تستخدم المواد النشوية كمصدر للطاقة ، وقد تتحول إلى دهون للتخزين وإلى أحماض أمينية . وبالرغم من أن المواد النشوية تشكل الجزء الأعظم من الطعام إلا أنها لا تكون دائما ضرورية ويمكن أن يحل محلها البروتين أو الدهون ، وهذا يعتمد على القدرة على تحويل البروتينات أو الدهون إلى مركبات وسطية مناسبة لاستعمالها في دورات تحويل الطاقة ، ويعتمد أيضا على السرعات التي تتم بها هذه التحويلات . وقد يحدث بعض من مثل هذا التحول في معظم الحشرات ، وهذا يخدم إنتاج الطاقة الكلي للجسم .

فنى الذباب المنزل (من رتبة ثنائية الأجنحة) ينجح نمو وتطور الحشرات في حالة الغياب الكامل للمواد النشوية ، كما يحل الشمع محل كل المواد النشوية في طعام دودة الشمع *Galleria* (داد عام ١٩٦٤) . ومن ناحية أخرى لا يمكن أن تحل البروتينات أو الدهون محل المواد النشوية في طعام الجراد من جنس *Locusta* ، *Schistocerca* أو في طعام حشرة *Pseudosarcophaga* . (من رتبة ثنائية الأجنحة) (هوس House عام ١٩٥٩) . وتحتاج بعض الحشرات إلى كميات كبيرة من المواد النشوية ، فحشرة *Tenebrio* مثلا تفشل في التطور إلا إذا وصل المحتوى النشوي إلى ٤٠٪ على الأقل من الطعام ، بينما يحدث النمو الأمثل إذا وصلت نسبة المواد النشوية في الطعام إلى ٧٠٪ .

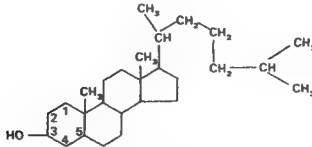
تعتمد الاستفادة من المواد النشوية المختلفة على القدرة على تحليل السكريات العديدة والسرعة التي تُمتص بها نواتج التحليل المختلفة ووجود الأنظمة الإنزيمية القادرة على إدخال هذه النواتج في العمليات الأيضية . تقدر بعض الحشرات على استعمال مدى واسع جدا من المواد النشوية ، فمثلا تستعمل حشرة *Tenebrio* (من رتبة غمدية الأجنحة) النشا النباتي وكحول المانيتول والسكر المسمى الرافينوز والسكريات الثنائية كالسكروز والمالتوز وسيلوبوز والسكريات الأحادية كالمانوز والجلوكوز . كذلك تقدر الحشرات الأخرى التي تعيش على المنتجات المخزونة والجراد من جنس *Lousa* ، *Schistocerca* على الاستفادة من مدى واسع من المواد النشوية (داد Dadd عام ١٩٦٠ ج) ، ولكن كثير من الحشرات التي تأكل النباتات الغضة مثل حشرة *Melanoplus* لا تقدر على الاستفادة من السكريات العديدة كما توجد بعض الحشرات التي تقدر على استعمال مدى محدود جدا من السكريات . فمثلا تستعمل ثاقبات القصب الصغيرة *Chilo* السكروز والمالتوز والفركتوز والجلوكوز فقط . ولا تُدعم سكريات البنزوت النمو عموما بل قد يكون لها نشاط سام وربما يرجع ذلك إلى أنها تتعارض مع عملية الامتصاص أو مع عملية أكسدة السكريات الأخرى التي تستفيد منها الحشرة (ليبيكي ، فرانكل Lipke & Fraenkel عام ١٩٥٦) .

هناك اختلافات في قدرة اليرقات والحشرات الكاملة على الاستفادة من المواد النشوية ؛ ففرقة البعوض من جنس *Aedes* يمكنها استعمال النشا الحيواني (الجليكوجين) والنشا النباتي بينما لا يمكن للحشرات الكاملة الاستفادة من هاتين المادتين .

الأحماض الأمينية : تحتاج الحشرة للأحماض الأمينية لبناء الأنسجة وإنتاج الأنزيمات . وتتواجد الأحماض الأمينية في الطعام على هيئة بروتين الذي يشكل الجزء الأكبر من الطعام (٣٠ — ٤٠٪ من معظم اليفات الصناعية) ويقل نمو الحشرة اذا كان الطعام فقيرا بالبروتينات . وتوجد عشرة أحماض أمينية ضرورية حيث أن غياب أحد هذه الأحماض يمنع النمو عادة . وهذه الأحماض هي أرجنتين ، ليسين ، ليوسين ، أيزوليوسين ، تريبتوفان ، هستيدين ، فيل الأئين ، ميثيونين ، فالين ، ثريونين ، ولكن توجد بعض الاختلافات في احتياجات الحشرات المختلفة . فمثلا يعتبر الجليسين ضروريا لبعض أنواع حشرات ثنائية الأجنحة ، والالين للصرصور الألماني وبرولين للحشرات من جنس *Phormia* ولكن في هذه الحالة يعتبر الميثيونين غير ضروري ويمكن أن يعمل حامض آخر مكانه . بالرغم من أن باقي الأحماض الأمينية غير العشرة السابق ذكرها غير ضرورية إلا أنها تلزم للنمو الأمثل حيث أن تخليقها من الأحماض الضرورية داخل الجسم يكون صعبا . ومن المحتمل أن يكون التوازن بين الأحماض الأمينية المختلفة له أهمية خاصة داخل الجسم .

الدهون : تعتبر الدهون الحالة التي تخزن عليها الطاقة داخل الجسم ، وتعتبر معظم الحشرات قادرة على تخليق الدهون لتخزينها ، ماعدا الحالات القليلة حيث لا تعتبر الدهون عادة ضرورية في مكونات الطعام ، فتوجد كميات قليلة فقط منها في أوراق النباتات وبالتالي فهي لا تشكل في الحالة العادية المصدر العام لإنتاج الطاقة في الحشرات التي تأكل أوراق النباتات الغضة ، وحتى في دودة الشمع *Galleria* لا يعتبر شمع النحل الجزء الضروري في طعام هذه الحشرة بالرغم من تحسن النمو عند وجوده (داد Dadd عام ١٩٦٤) . وتأثر احتياجات الدهن المخزن في الجسم كميا ونوعيا بالدهن الموجود في الطعام (فريد Friend عام ١٩٥٨) ولكن هذا لا يعنى تخزين الدهون التي تناولتها الحشرة ببساطة ، بل تحدث تغيرات شاملة لهذه الدهون قبل تخزينها .

تحتاج جميع الحشرات إلى مصدر غذائي للإستترول بهدف الحصول على نمو وتكاثر عادي ولكن مدى الإسترولات المستعملة يكون محدد بأهميتها مثل الكولسترول ذو مجموعة الألدروكسيل في الوضع ٣ :



الكولسترول

تقدر الحشرات التي تأكل النباتات من رتب مستقيمة وغمدية وثلاثية وغشائية الأجنحة على استعمال استروالات النبات ونحوها إلى كولسترول أو إلى ٧ — ديبيدرو كولسترول ، بينما تقدر حشرة *Dermestes* (من رتبة غمدية الأجنحة) التي تتغذى على المادة الحيوانية على الاستفادة من الكولسترول و ٧ — ديبيدرو كولسترول فقط . (ليفنسون Levinson عام ١٩٦٢) .

يمكن احتزال كمية الكولسترول التي تحتاجها الحشرة عند وجود ٢٢ — ديبيدرو كولسترول أو ٧ — إرجو — ستروال في الطعام ولكن هاتين المادتين لا يمكنهما أن يحل محل كل الكولسترول . وتسمى هذه المواد باسم العوامل المقتصدة ، ومن المحتمل أن تحمل هذه المواد محل الكولسترول عندما يلعب دورا تركيبيا في المركبات الأخرى فقط . ولكن الكولسترول نفسه تحتاجه الحشرة ليلعب دورا أيضا خاصا . ولا يعرف هذا الدور على وجه التحديد .

يعتبر حمض اللينوليك ضروريا لبعض الحشرات مثل حشرة *Ephestia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) والجراد الصحراوي . ويتعلق هذا الحمض بتكوين الفوسفاتيدات الدهنية وغيابه يؤدي إلى حدوث انسلاخ غير طبيعي ، ويعتقد البعض أنه يلعب دورا في إنتاج أو في وظيفة سائل الانسلاخ . وتقدر حشرة *Tenebrio* على تخليق حمض اللينوليك وقد يحدث ذلك أيضا في حشرات أخرى .

لا تعتبر مادة كاروتين (بروفيتامين أ) مادة غذائية ضرورية عادة ولكن لها أهمية في الجراد الصحراوي حيث توجد عادة بمخزون كاف في البيضة لتسمح بالمو ، ولكن في الحشرات التي تنمو على بيئة خالية من الكاروتين وكانت تعاني من نقص في مخزون الكاروتين في البيض يحدث تأخر في نموها وإعاقة في انسلاخها وبالإضافة إلى ذلك فإن الحشرات تكون أصغر حجما وأخف وزنا وأقل نشاطا من الحشرات العادية . ولا يظهر اللون الأصفر أو البرتقالي العادي لحوريات الجراد (الناتج عن الكاروتين) عند غياب الكاروتين وتنخفض أيضا عملية التلوين باللون الأسود الذي يعزى إلى صبغة الميلانين .

وقد يكون الكاروتين لازما بكميات صغيرة في طعام كل الحشرات حيث تشتق صبغة العين (ريتين) منه .

فيتامينات ب : هي مركبات عضوية وليست بالضرورة مرتبطة مع بعضها وتحتاج لها الحشرة بكميات صغيرة في الطعام حيث لا يمكن تخليقها داخل الجسم . وتزود الفيتامينات غالبا المكونات التركيبية لمراققي الانزيمات *Coenzymes* . ويمكن اعتبار أن الفيتامينات التي تحتاجها الحشرة عموما هي مجموعة فيتامينات ب القابلة للذوبان في الماء .

وتعتبر فيتامينات ب — الثيامين والريبوفلافين وحمض النيكوتينك والبيريدوكسين وحمض البنتوثينك — ضرورية لمعظم الحشرات (جدول ٢) بينما تحتاج كثير من الحشرات البيوتين وحمض الفوليك والكولين أيضا (أنظر جلمور Gilmour عام ١٩٦١) . أما الفيتامينات الأخرى فقد يكون لأنواع معينة من الحشرات احتياجات خاصة منها . فمثلا تحتاج حشرة *Tenebrio* لمصدر به كارنتين ولكن هذا المركب يمكن تخليقه بواسطة حشرتي *Phormia* ، *Demestes* . أما الفيتامينات الأخرى فبالرغم من كونها غير ضرورية إلا أنها قد تشجع النمو مثل مركب إينوسيتول في حشرة *Ephestia* وحمض ليبويك *Lipoic* في حشرة *Hylemya* (من رتبة ثنائية الأجنحة) .

جدول (٢) : الاحتياجات الدنيا من الفيتامينات للتمو الطبيعي في الجراد الصحراوي (من داد Dadd عام ١٩٦١) .

الفيتامين	الحد الأدنى للاحتياج بين هذه القيم (ميكروجرام / جرام طعام)
ثيامين	٢.٥ - ٥.٠
ريوفلايين	٢.٥ - ٥.٠
حمض البيكوتينك	١.٠ - ٢.٥
بيريدوكسين	١.٢٥ - ٥.٠
حمض الفوليك	٢.٥ - ٥.٠
بانتوثينات	٢.٥ - ٥.٠
إينوسيتول	١٢.٥ - ٥٠.٠
كلوريد الكولين	١٢.٥ - ٥٠.٠

يوجد بعض التبادل بين فيتامينات ب ، فمثلا يمكن أن يحل الكارنتين محل الكولين في حشرة *Phormia* مما يدل أن هذه المركبات إما أن تكون قابلة للتحويل أو أنها قابلة للتبادل في الدهون المفسفرة (الفوسفوليبيدات) . تحتاج بعض الحشرات مثل الصرصور الألماني والجراد من جنس *Locusta* ، *Schistocerca* إلى كميات كبيرة نسبيا من الكولين ويبدو أن هذا المركب يُكون وحدة تركيبية في الدهن المعقد فضلا على كونه مرافقا للأنزيم . بعض المركبات الأخرى لها فعل مقتصد على الكولين ؛ فمثلا أمينو إيثانول ثنائي الميثيل *Dimethyl aminoethanol* يسرع النمو عند وجوده في طعام يحتوي على كمية أقل من الحد الأمثل من الكولين . كما يحتاج الجراد أيضا إلى كميات كبيرة نسبيا من الإينوسيتول .

في بعض الحشرات تنتج الكائنات الحية الدقيقة فيها بعض فيتامينات ب ، فقد وُجد أن حشرة *Stegobium* تحتاج إلى الثيامين والبيريدوكسين فقط في طعامها حيث تقوم الكائنات الدقيقة فيها بإمدادها بالريوفلايين وحمض النيكوتينك وحمض البانتوثينك وحمض الفوليك والبيوتين والكولين .

حمض الاسكوربيك (فيتامين ج) : لا يعتبر حمض الاسكوربيك ضروريا في الطعام ولكن ينتشر بصورة واسعة في أنسجة الحشرة . ويوضح ذلك أن الحشرة قادرة على تخليقه . وقد وجد أن لبعض الحشرات احتياجات غذائية لحمض الاسكوربيك مثل الجراد الصحراوي ودودة القز (الشرلوى وآخرون ١٩٧٤) وقد ينطبق ذلك على معظم الحشرات آكلة النباتات الغضة وليس كلها (داد Dadd عام ١٩٦٣) . وفي حالة غياب هذا الحامض يخفق الجراد الصحراوي في الانسلاخ ويموت . يتذبذب مستوى حمض الاسكوربيك في الهيمولف ويصل إلى الحد الأدنى بعد انسلاخ الجراد الصحراوي مباشرة . وقد لوحظ نفس هذا التذبذب في الحامض في دودة القز أيضا .

الأحماض النووية : لا تعرف حشرة لها احتياجات مطلقة من الأحماض النووية التي يتم تخليقها بصورة عادية داخل جسم أى حشرة ، ولكن وجود هذه الأحماض في الطعام يشجع نمو الدروسوفيلا ويرقات الحشرات الأخرى التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . والاحتياج في هذا المثل يكون أساسا لحمض الأدينيليك بسبب أنه ربما يتم تخليقه بكمية أقل من المطلوبة أو ربما تحتاج له الحشرة بكميات أكبر (كما في أدينوزين ثلاثي الفوسفات وأدينوزين ثنائي الفوسفات) عن باقي مكونات الأحماض النووية .

الأملح غير العضوية : يعتبر المصدر الغذائى للأملح غير العضوية ضروريا ولكن أبحاث قليلة نسبيا على احتياجات الحشرة للأملح قد أجريت بسبب وجود الأملح عادة كملوثات لباقي العوامل الغذائية . وترجع أهمية الأملح غير العضوية في المحافظة على التوازن الأيونى ليناسب نشاط الخلايا الحية وإلى أنها تعمل كمعامل مساعدة لبعض الأنظمة الأنزيمية وإلى أنها تعمل كأجزاء مكملة للأخرى . ينمو الجراد الصحراوى على طعام يحتوى على الصوديوم والكالسيوم والبوتاسيوم والمغنسيوم والكلوريد والفوسفور فقط ، مع وجود بعض عناصر أخرى توجد بكميات ضئيلة جدا كآثار أو تلوثات (داد Dadd عام ١٩٦١ — ب) . والعناصر الدقيقة الضرورية التى تحتاجها الحشرة بكميات ضئيلة جدا هي الحديد والنحاس والبود والمنجنيز والزنك والنيكل (تراجر Trager عام ١٩٥٣) .

تُظهر معظم الحشرات عدم حساسية نسبية للاختلافات الكبيرة في مستويات ونسب العناصر المختلفة في الطعام .

٢ — ٢ تأثير نقص الطعام

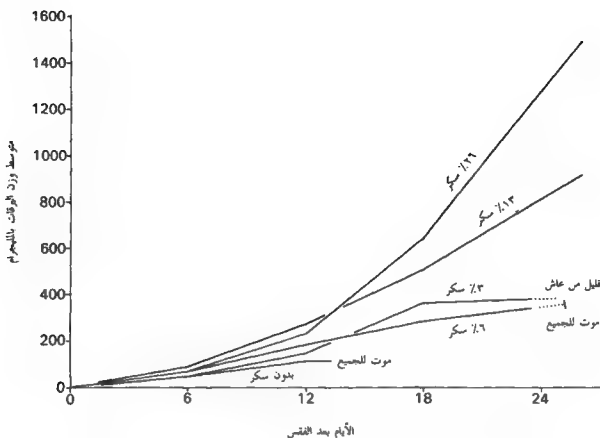
The effects of dietary deficiencies

النقص الغذائى الناتج عن وجود كميات غير كافية من المواد الغذائية في الطعام يبدو في عدة اتجاهات (أنظر هوس House عام ١٩٦٣) . فقد يُضعف النمو أو الانسلاخ أو قد يؤثر على شكل الجسم أو قد يكون له تأثيرات ضارة وغير مرغوب فيها على التناسل .

٢ — ٢ — ١ التغذية والنمو

تعتبر بعض المواد الغذائية ضرورية لحدوث نمو ، فمثلا تحتاج جميع الحشرات إلى استرول في طعامها وعند غياب الاسترول المناسب تموت الحشرة (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ب) . وينطبق ذلك أيضا على الأحماض الأمينية والفيتامينات . أما غياب باقي المواد الغذائية فإنه يقود إلى ضعف النمو ولو أنه يحدث فعلا في غيابها ، فمثلا يمكن ليرقات الدروسوفيل أن تعيش بدون حمض الريبونيوكليك في طعامها ولكن يكون النمو أسرع في حالة وجود هذا الحمض (سانج Sang عام ١٩٥٩) . وبالمثل في الجراد الصحراوى يحدث اسراع للنمو في وجود فيتامينات كارنتين وحمض ليبويك والجلوتاتيون وفيتامين ب ١٢ بالرغم من أنها جميعها لا تعتبر ضرورية (داد Dadd عام ١٩٦٣) .

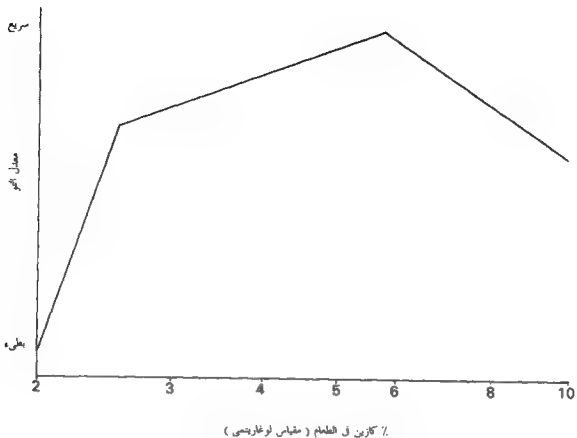
تعتبر المواد الغذائية الضرورية في الطعام هامة ، ويجب أن تصل هذه الكميات إلى قيم الحدود الدنيا لها على الأقل إذا أُريد الحصول على نمو وتطور عاديين . فمثلا يحتاج الجراد الصحراوى إلى ٢٪ سكر في الطعام على الأقل للحصول على نمو جيد (شكل ٢ — ١) (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ج) بينما يصل الحد الأدنى لاحتياج الحشرة من الكولسترول إلى حوالى ملليجرام واحد لكل جرام من الطعام (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ب) ، أما بالنسبة لمجموعة فيتامينات ب فإن احتياج الحشرة منها يتراوح ما بين ٢٥ إلى ١٠٠٠ ميكروجرام لكل جرام من الطعام (جدول ٢ ، داد Dadd عام ١٩٦١) . تزيد قدرة الحشرة على تحمل وجود زيادة من المواد الغذائية في الطعام مثل الفيتامينات والأملح غير العضوية وهنا لا يحدث تثبيط لنمو الجراد الصحراوى إذا زادت تركيزات هذه



شكل (٢ - ١) تأثير التركيزات المختلفة من السكر على نمو الجراد من جنس *Schistocerca* (من داد Dadd عام ١٩٦٠ - ب) .

المواد إلى حوالي عشرة أضعاف الحد الأدنى لها في الطعام (داد Dadd عام ١٩٦١ - أ ، ب) . ولكن هذه الحالة لا تنطبق دائما على جميع المواد الغذائية . فمثلا وجد أن المستوى الأمثل للكازين وبقاى المواد الغذائية في طعام يرقات الدروسوفيلا يؤدي إلى نمو طبيعي للحشرة وأن ارتفاع أو انخفاض هذا المستوى يقلل معدل نمو وتطور الحشرة (شكل ٢ - ٢ ، ساغ Sang عام ١٩٥٩) ، كما يصبح النمو بطيئا في حشرة *Tribolium* عند وجود تركيز عالى من البيوتين في الطعام .

تعتبر نسب المواد الغذائية لبعضها في الطعام هامة أيضا . فمثلا تركيز الريبونيوكليك اللازم لحدوث نمو وتطور أمثل في حشرة الدروسوفيلا يتضاعف في حالة غياب حمض الفوليك . كما أن زيادة تركيز الكازين في الطعام من ٤٪ إلى ٧٪ يلزمه مضاعفة تركيزات حمض النيكوتينك وحمض البانتوثيك والبيوتين وحمض الفوليك للحصول على نمو أمثل . هذا التضاعف في تركيزات الفيتامينات يعكس النشاط العظيم للنظام الأنزيمى في حالة وجود تركيزات عالية من البيوتين .



شكل (٢ - ٢) : تأثير التركيزات المختلفة من الكازين على معدل نمو يرقات الدروسوفيلا (عن سانج Sang عام ١٩٥٩) .

قد تتغير الاحتياجات الغذائية في الأطوار المختلفة للحشرة : فمثلاً يحتاج الجراد الصحراوي إلى مواد نشوية أكثر في الأعمار المتقدمة من طور الحورية عنها في الأعمار المبكرة . وفي دودة القز الأوربية (من رتبة حرشفية الأجنحة) يمكن لليرقة أن تنمو خلال الثلاثة أعمار الأولى بدون مواد نشوية ، وفي هذه الحالة فإن احتياجاتها الغذائية الزائدة من هذه المواد في الأعمار الأخيرة ترتبط بتراكم المخزون الغذائي في الجسم الدهني . ويمكن للصرصور الألماني أن ينمو إلى العمر الثالث للحورية بدون الإينوسيتول ، كما يمكن للجراد الصحراوي الحديث السن أن يعيش بدون حمض الأسكوربيك ولكن هذه المواد تحتاجها الحشرات في الأعمار المتقدمة . وفي جميع الأمثلة السابقة يلاحظ أن المواد الغذائية التي تكفي الأعمار الأولى تكون مخزونة في البيضة ، فإذا ما نفذ المخزون من هذه المواد ، وجب تواجد هذه المواد في الطعام وهذا ما يظهر في الأعمار المتقدمة .

٢ - ٢ - ٢ التغذية والإنسلاخ

قد يؤثر نقص التغذية على الإنسلاخ ، فقد وجد أنه في حالة غياب حمض الليبويك أو حمض الأسكوربيك

يفشل الجراد الصحراوي في الإنسلاخ في الوقت المناسب . تحتاج أيضا حشرة *Ephestia* إلى كمية كافية من حمض اللينوليك في الطعام لكي تسنخ الإنسلاخ الهائي بنجاح ، أما في وجود كمية أقل من الحد الأمثل من هذا الحمض فإن الحشرة الكاملة تخرج وأجنحتها خالية من الحراشيف حيث لا تنفصل الحراشيف عن جليد العنراء . أما في حالة وجود طعام خالي من حمض اللينوليك فإن الحشرة تفشل في الإنسلاخ ولا تخرج الحشرة الكاملة .

٢ - ٢ - ٣ التغذية وشكل الجسم

يتأثر التلون بتغذية الحشرة إما من خلال غياب بعض مكونات الحبيبات الملوّنة أو من خلال وجود عوائق في أيض هذه الحبيبات . وقد وجد أن غياب بيتا كاروتين له تأثيرين على الجراد الصحراوي ، فالكاروتين يعتبر مادة ضرورية لهذه الحشرة حيث أنها تعطي اللون الأصفر المميز لجسم الجرادة ، وفي حالة غياب الكاروتين تنخفض عملية تكوين الميلانين المسئول عن تكوين الصبغة السوداء (داد Dadd عام ١٩٦١ ج) . كما لوحظ انخفاض عملية التلون وتكوين الصبغات الملوّنة في يرقات بعوضة الأيديد *Aedes* إذا لم يوجد الحمض الأميني الثيروسين مع كمية قليلة من الفينيل الآلين في الطعام .

إذا وُجد الطعام بنوعية كافية ولكن الكمية المتاحة منه محدودة فإن الحشرات الكاملة الناتجة تكون أصغر حجما من الحشرات التي تتناول نفس الطعام بكميات كافية . فمثلا حشرة *Ephestia kühniella* تحتاج إلى حوالي ١٣ ر . جرام من الدقيق غير المنخول لكي تنمو طبيعيا ، أما عند تقديم كميات أصغر من الدقيق (حتى إذا وصلت إلى ٠,٤ ر . جرام فقط) فإن الحشرات الكاملة تخرج من العناري أيضا ولكن أحجامها تكون أصغر من الحالة العادية (نورس Norris عام ١٩٣٣) . وقد تغير النسب بين أطوال الأجنحة بالنسبة للجسم باختلاف الطعام .

قد تؤدي التغيرات في الطعام إلى تعدد الأشكال في الحشرات . فحشرة *Melittobia* تنطفل في الزنبور *Trypoxylon* ، وتنمو الإثنى عشر إلى العشرين يرقة الأولى وتنطور بسرعة ، أما الحشرات الكاملة الناتجة فإن أجنحتها تكون قصيرة ومجمعة وتتراوح وتضع الإناث البيض في نفس العائل . أما يرقات الطفيل التي توضع بعد ذلك (بعد العشرين) فإنها تنمو وتنطور ببطء وينتج عنها حشرات كاملة ذات أجنحة كاملة النمو وتترك هذه الحشرات العائل . وترجع هذه الاختلافات إلى التغيرات في الإمداد الغذائي من العائل .

تتضمن الاختلافات الغذائية وجود ظاهرة تعدد الأشكال في الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة (ميتشنيور Michener عام ١٩٦١) . فمثلا تغذى بعض يرقات نخل العسل بواسطة الشغالات على طعام ذو نوعية وكمية معينة وينتج عن هذه اليرقات ملكات . وفي النمل *Myrmica rubra* يعتمد تطور اليرقات إلى ملكات أم لا على المعاملة التي تلقاها مبكرا في العمر الثالث وخصوصا حالة الشغالات التي تغذى هذه اليرقات . فشغالات الربيع تساعد اليرقات على النمو السريع وتصبح هذه اليرقات فيما بعد شغالات . أما إذا تغذت اليرقات بواسطة شغالات الخريف فإن نموها وتنورها يكون بطيئا وتقضى الشتاء على هيئة يرقات أيضا وأكبر الأفراد في هذه

المجموعة يتطور إلى ملكات في الربيع التالي (وير Weir عام ١٩٥٩) . ويتبع هذا الاختلاف من اختلاف الطعام والذي فيه تكون الافرازات الغدية للشغالات في حالات فيسيولوجية مختلفة تؤدي إلى اختلاف القيمة الغذائية للطعام .

٢ - ٢ - ٤ التغذية والتاسل

تلعب التغذية دورا هاما في انتاج البيض من اناث الحشرات (جوهانسون Johanson عام ١٩٦٤) . فمثلا إناث حشرة *Leptinotarsa* (من رتبة غمدية الأجنحة) التي تأكل نباتات البطاطس الصغيرة ذات المحتوى العالي من الليسيثين تضع من ٣٠ إلى ٥٠ بيضة في كل قطعة ، أما تلك التي تأكل نباتات متقدمة في العمر ذات محتوى منخفض من الليسيثين فإنها تضع من ٨ إلى ٢٠ بيضة فقط في كل قطعة ، كما وجد أن الإناث التي تأكل نباتات البطاطس من نوع *Solanum commersonii* بدلا من نوع *S. edinense* تمتنع تماما عن وضع البيض . وفي الحشرات التي لا تتناول طعاما في طور الحشرة الكاملة كما هو الحال في دودة القز (الشعراوى وآخرون ١٩٧٥) تُخزن المواد الغذائية بواسطة اليرقة وبالتالي فإن طعام اليرقات ذو أهمية كبيرة في انتاج البيض . وفي معظم الحشرات يرتبط كثرة النسل ارتباطا كبيرا بتغذية الحشرة الكاملة ولو أن المخزون الغذائي باليرقات قد يكون له أيضا أهمية .

للبروتين أهمية كبيرة في انتاج الملح وبالتالي يجب أن يحتوي طعام اناث الحشرات على بروتين . في إناث الحشرات الكاملة غير الملقحة للذباب المنزلي تكون النسبة بين السكروز الى البروتين في الطعام ١:١٦ بينما تبلغ هذه النسبة في الاناث واضعات البيض إلى ١:٧ وفي ذبابة *Calliphora* يتغير اختيار الطعام دوريا خلال مراحل تكوين الملح . ففي المراحل المبكرة من تطور البيض تتناول الحشرة طعاما يحتوي على نسبة عالية من البروتين ويقوم هذا البروتين بتبنيه الجسم الكري (كوربس الآتم) الذي يفرز عاملا يؤدي إلى تناول المادة النشوية خلال فترة ترسيب الملح في البيضة .

ويؤدي نزع نواتج أيض البروتين من هيمولف الحشرة في هذا الوقت إلى انخفاض نشاط الجسم الكري (كوربس الآتم) وبالتالي تتناول الحشرة كمية أقل من المواد النشوية (سترانجوايز — ديكسون Strangways-Dixon عام ١٩٥٩) .

تختلف الحاجة إلى البروتين لإنتاج البيض باختلاف جنس الحشرة وبالتالي إلى السلوك الغذائي في بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة مثل البعوض وذباب التابانا ، وفيها تكون الاناث ثاقبة ماصة للدم بينما تتناول الذكور غذاءها من رحيق الأزهار . فبعض اناث البعوض لا تضع بيضا إلا إذا تناولت وجبة الدم ، بينما البعض الآخر من الاناث يمكنها وضع المجموعة الأولى من البيض بدون تناول وجبة الدم ، وهنا يأتي البروتين اللازم لتكوين الملح المخزون في الجسم الدهني كما في بعوضة *Culex pipiens* أو من تحلل عضلات الطيران كما في بعوضة *Aedes Communis* . وقد لوحظ في بعض البعوض أن الاختلاف بين الاناث التي تضع بيضا بدون تناول وجبة الدم والاناث التي لا تضع بيضا إلا بعد تناول هذه الوجبة يرجع إلى اختلافات في التحكم الهرموني فضلا على الاختلافات في تخزين الطعام داخل هذه الحشرات (كليمنتس Clements عام ١٩٦٣) .

تؤثر العوامل الغذائية (غير البروتين) على إنتاج البيض . فمثلا ينخفض عدد البيض الذى تضعه انثى البرغوث *Xenopsylla* اذا تطفلت على فيران تعاني نقصا في الثيامين في دمها .

اذا تناولت انثى بعوضة الكيولكس غذاءها من دم طائر الكنارى فإنها تضع ضعف عدد البيض الذى يمكن أن تضعه الأنثى التى تناولت دم آدمى ، بينما يرتبط عدد البيض الموضوع من بعوضة الأيديدس *Aedes* بمستوى الأيزوليوسين في الدم الذى تناولته . وهنا يمكن استنتاج أن طعام اليرقات قد لا يكون مناسباً لإنتاج البيض في الحشرة الكاملة . ويظهر ذلك في حالة الدروسوفيليا حيث يكون للفركتوز أهمية في عملية إنتاج البيض في الحشرة الكاملة بينما تقل أهميته لليرقات .

لكمية الطعام أيضا أهمية . ففي حشرة *Ephestia* يرتبط عدد البيض الموضوع بكمية الدقيق الذى تناولتها الحشرة في الطور اليرقى ، وفي بق الفراش يزداد عدد البيض الموضوع بزيادة حجم وجبة الدم التى تتناولها الحشرة .

قد يؤدي نقص التغذية إلى حدوث إضطرابات في عملية تخليق المح (هوس House عام ١٩٦٣) . ففي حشرة *Rhodnius* لا يترسب المح اذا لم تتناول الحشرة وجبة الدم لعدم وجود بروتين في الحشرة لتكوين هذا المح . ولكن لا يظهر هذا التأثير في جميع الحالات حيث يتم تخليق البروتين تحت تحكم هرموني وبالتالي فإن عدم تنبيه الجسم الكرى (كوربس الاتم) قد ينتج عنه عدم تكوين البروتين بغض النظر عن وجود مخزون كافى منه في الجسم . وفي ذبابة *Calliphora* يتم تنبيه الجسم الكرى بواسطة البروتين الذى تناولته الحشرة مع باقى مكونات الطعام . حتى إذا ما انتج البيض ، فإن حيويته تعتمد جزئيا على طعام الحشرة الكاملة . فقد وجد أن بيض حشرة *Anthonomus* يفشل في الفقس إذا لم يوجد كولسترول في طعام الحشرة الكاملة ، كما تتناسب نسبة فقس بيض الذباب المنزلى مع كمية الكولسترول في الطعام .

٢ - ٣ الكائنات الحية الدقيقة

Micro - organisms

تتناول كثير من الحشرات الكائنات الحية الدقيقة عرضا وبالصدفة مع طعامها ، بينما يكون لبعض الحشرات الأخرى ارتباطا ثابتا بالكائنات الحية الدقيقة التى تعيش إما في قناتها الهضمية أو في خلايا الأنسجة المختلفة .

٢ - ٣ - ١ الارتباطات العارضة (بالصدفة)

تدخل الكائنات الحية الدقيقة بصفة حتمية للقناة الهضمية للحشرة أثناء تناولها الطعام ولذلك توجد بيئة من هذه الكائنات داخل معظم الحشرات . فمثلا تكون القناة الهضمية للنطاطات خالية تماما من هذه الكائنات بعد الفقس مباشرة ولكنها سرعان ما تحتوى على مجاميع بكتيرية تزداد في اعدادها وأنواعها خلال فترة حياة الحشرة .

وعموما يوجد بالحشرات ذات القناة الهضمية المستقيمة كمية من الكائنات الحية الدقيقة أقل من الحشرات ذات القناة الهضمية المعقدة ومدى من رقم الحموضة في أجزائها المختلفة مما يسمح بوجود مجاميع من أنواع مختلفة من هذه الكائنات . وقد وجد أن مجاميع الكائنات الحية الدقيقة الموجودة في القناة الهضمية عن طريق الإصابة بالصدفة تعكس ما هو موجود منها في البيئة التى تعيش فيها الحشرات (بروكس Brooks عام ١٩٦٣ - أ) .

هذه الارتباطات العارضة بالكائنات الحية الدقيقة تعتبر هامة في تغذية بعض الحشرات . فبعض الخنافس لها حجرة تخمر في المي الخلفي والتي فيها تستبقى قطع الخشب العفنة مع ما تحويها من كائنات حية دقيقة ثم تستمر هذه الكائنات في تخمر قطع الخشب ، وبدون هذه الكائنات لا تتمكن الحشرة من الاستفادة من سيلولوز الخشب .

في حالات أخرى لوحظ أنه بالرغم من عدم ضرورة وجود الكائنات الحية الدقيقة إلا أن تلوث الطعام بها يسرع من معدل النمو والتطور للحشرة . فالطور اليرقي لحشرة *Hylemya* التي تعيش على طعام معقم تستغرق ٢٧ يوما لتصل إلى طور العذراء بينما تستغرق اليرقة التي تأكل نفس الطعام ولكنه ملوث بالبكتريا ١٠ أيام فقط (فرند وآخرون . Friend et al. عام ١٩٥٩) . ويستنتج من ذلك أن الكائنات الحية الدقيقة قد تجعل الطعام غير المناسب كافيا من حيث محتوياته بإضافة فيتامينات ضرورية ومركبات أخرى لازمة للحشرة . ويرى فرند وآخرون (Friend et al.) عام ١٩٥٩ أن البصل وحده لا يعتبر طعاما كافيا لحشرة *Hylemya* ولكن البكتريا التي تعيش في انفاق تصنعها اليرقة تضيف للطعام بعض المواد الضرورية والتي عند نقصها لا تستطيع الحشرة أن تعيش . تساعد الكائنات الحية الدقيقة أيضا على هضم الشمع في دودة الشمع *Galleria* بالرغم من قدرة الحشرة على الحياة بدون هذه الكائنات .

٢ - ٣ - ٢ الارتباطات الناجية

عموما تحدث الارتباطات الناجية للكائنات الحية الدقيقة في الحشرات بالطعام المحدود الذي ينقصه بعض المواد الغذائية الضرورية حيث تقوم هذه الكائنات بتعويض هذا النقص . وتوجد الكائنات الحية الدقيقة في الحشرات التي تأكل الخشب والحشائش الجافة والريش والشعر والصوف وفي الحشرات التي تتناول العصارة النباتية كطعام وتلك الماصة للدم التي لا تغذى على أى شيء ما عدا الدم . أما الحشرات الماصة للدم التي تتناول في مرحلة من مراحل حياتها طعاما غير الدم فلا تحوى كائنات حية دقيقة بداخلها . وبالتالي فإن تبادل المنفعة بين الحشرة والكائنات الحية الدقيقة توجد في البق والقمل وذبابة النسي تسمى وكلها من الحشرات الماصة للدم . أما في البراغيش فبالرغم من أنها ماصة للدم إلا أنه لا يوجد تبادل للمنفعة حيث تعيش يرقاتها حرة ولا تغذى على الدم (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٥٢) .

توجد الكائنات الحية الدقيقة أيضا في الصراصير وبعض أنواع النمل ، وهذه حشرات ذات طعام مختلف ومتنوع وبالتالي فإن وجود الكائنات الدقيقة فيها لا يرتبط بتحديد نوع الطعام . وفي حالة الصرصور الألماني وجد أنه في الطعام الفقير في محتوياته الغذائية لا يوجد توازن بين الأحماض الأمينية بصورة مثلى ، وبالتالي تحدث عمليات تعجيد وإعادة بناء ، وهنا تكون الحاجة ضرورية لوجود كميات محسوسة وغالبا عالية من الريبوفلافين والبيريدوكسين فنقوم الكائنات الحية الدقيقة بإمداد الطعام بهذه المكونات وبمكونات غذائية أخرى (جوردون Gordon عام ١٩٥٩) .

أنواع الكائنات الحية الدقيقة : تعتبر البكتريا والكائنات الدببية بالبكتريا أكثر الكائنات الحية الدقيقة شيوعا في الحشرات حيث توجد في الصراصير المنزلية والحشرات التابعة لرتب متساوية ومتجانسة الأجنحة والقمل الماص والقمل القارص وغمدية وغشائية وثنائية الأجنحة . بالإضافة إلى ذلك توجد السوطيات في الصراصير آكلة

لخشب والمثل الأبيض كما توجد الحمائر في متجانسة وغمدية الأجنبية . وفي كثير من الحالات لا تعرف الطبيعة للعنكة والصحيحة للكائنات الحية الدقيقة .

وجودها في جسم الحشرة : في بعض الحشرات توجد الكائنات الحية الدقيقة بحالة حرة في تجويف القناة الهضمية كما في حالة السوطيات التي تعيش في المعى الخلفي للصراصير آكلة الخشب والمثل الأبيض . وكما في حالة البكتريا التي تعيش في الزوائد الأعورية للمعوى الأوسط في الحشرات الماصة للعصارة النباتية والتابعة لتفاريات الأجنحة *Heteroptera* . أما في حشرة *Rhodnius* فتعيش البكتريا في كهوف بين خلايا الجزء الأمامي من المعى الأوسط .

توجد معظم الكائنات الحية الدقيقة في خلايا الأجزاء المختلفة من الجسم وتعرف هذه الكائنات باسم الخلايا الفطرية *Mycetocytes* وقد تتجمع مع بعضها لتكون أعضاء تسمى الأجسام الفطرية *Mycetomes* .

والأجسام الفطرية كثيرة ومتعددة الخلايا وتوجد في كثير من أنسجة الجسم المختلفة وتوجد الكائنات الحية متحدة فيها عادة عندما تتميز الخلايا في البداية في الطور الجنيني ، ولكن في بعض الحالات تنمو وتتطور الخلايا لبعض الوقت إلى أن تفزوها هذه الكائنات . والأكثر شيوعا هو انتشار الخلايا الفطرية خلال الجسم الدهني كما في الصراصير المنزلية ، أما في حشرة *Haematopinus* فإنها تكون على هيئة خلايا منتشرة في الطبقة الجلدية للمعوى الأوسط ، وفي حشرات أخرى قد تكون في الأنابيب المبيضة أو تكون بحالة حرة في الهيمولف .

قد تنشأ الأجسام الفطرية في جدار القناة الهضمية كما في القمل الماص وذبابه التي تسمى حيث يشكل الجسم الفطري حلقة من خلايا المعى الأوسط المتطاولة أو في أنابيب مليجي المتحورة كما في الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنبية ولكنها عموما لا تتحد على القناة الهضمية . وفي يرقات حشرة *Calandra* (من رتبة غمدية الأجنبية) يشكل الجسم الفطري تركيب على هيئة حرف U ويزود جيدا بالقصبات الهوائية التي تقع أسفل المعى الأمامي ، ولكنها لا ترتبط مع هذا الجسم (مسجراح *Musgrave* عام ١٩٦٤) . وقد وجد جسم فطري صغير بالقرب من الغدد التناسلية في بق الفراش . وفي الحشرات كاملة التطور توجد الأجسام الفطرية عادة في الأطوار غير الكاملة ، وعند التطور تنشط الأجسام الفطرية إلى خلايا فطرية تصبح مدفونة في الأعضاء الداخلية للحشرة الكاملة ، وفي حالة حشرة *Calandra* تدفن في الزوائد الأعورية الموجودة في الجزء الأمامي من المعى الأوسط .

في الصراصير آكلة الخشب يوجد نوعان من الكائنات الحية الدقيقة : السوطيات المعوية والأشكال شبيهة بالبكتريا الموجودة داخل الخلايا في الجسم الدهني . ويحدث هذا الوضع أيضا في المثل الأبيض *Mastotermes darwiniensis* ولكن باقي المثل الأبيض آكل الخشب يحتوي على كائنات دقيقة في قناته الهضمية فقط .

أهمية الكائنات الحية الدقيقة في الحشرة : من المعروف أن السوطيات المعوية في الصراصير المنزلية والمثل الأبيض تخصص بهضم الخشب ويتحرر منها منتجات يمكن للحشرة أن تستفيد منها . وقد وجد في بعض الحالات القليلة أن الكائنات الحية الدقيقة تدعم الحشرة بمواد غذائية ضرورية . كما أن الحمائر الموجودة في حشرة *Stegobium* تزود الحشرة بفيتامينات ب واستروولات وتفززها في القناة الهضمية للحشرة وقد تكون هذه المركبات عبارة عن نواتج عمليات الهضم التي تجري داخل الكائنات الحية الدقيقة . كما تزود هذه الكائنات الصرصور الألماني

بعض الأحماض الأمينية ومن الممكن الببتيدات الثلاثية ومجموعة فيتامينات ب . وقد وجد أن دم العائل المقيم طبيعياً يحوى على بعض فيتامينات ب بكميات أقل من التي تحتاجها الحشرة المطفلة . وقد وجد أن هذا النقص يمكن أن يعرض في حشرة *Rhodnius* بواسطة الكائنات الحية الدقيقة فيها .

وتوجد بعض الأدلة التي تشير إلى أن الكائنات الحية الدقيقة والموجودة بالذات في الحشرات متجانسة ومتغايرات الأجنحة تختص بالأبيض التروجيني (توث Toth عام ١٩٥٢) وقد ينتج ذلك من تثبيت التروجين الحر أو تحلل مخلفات نواتج الأبيض في الحشرة مثل اليوريا وحمض اليوريك إلى مواد تروجينية يمكن الاستفادة منها .

في حشرة *Stictococcus sjoestedti* قد تختص الكائنات الحية الشبيهة بالبكتريا بتحديد الجنس . ففي الانثى البالغة تهاجم الخلايا الفطرية المبيض وتصيب البويضات التي تجاورها فقط ، وبالتالي تنتج الانثى نوعين من البيض : بيض يحوى على كائنات حية دقيقة وآخر لا يحوى على هذه الكائنات . فالبيض الخالي من الاصابة ينمو جنينه بكريا ويتطور لينتج ذكوراً ، بينما البيض المصاب يتطور جنينه منتجا إناث (ريشاردز ، بروكس Richards & Brooks عام ١٩٥٨) .

يختلف تأثير فقد الكائنات الحية الدقيقة باختلاف الحشرات ويعتمد أيضاً على الطعام المتاح للحشرة . ففي حالة غياب هذه الكائنات تصبح حشرة *Calandra* أصغر وأقل وزناً ، بينما في حشرة *Rhodnius* التي تُحرم من وجود الكائنات الحية الدقيقة في قناتها الهضمية نادراً ما تصل هذه الحشرة إلى طور الحشرة الكاملة . مما سبب يتضح أن كثير من الحشرات يمكنها الحياة في وجود أو عدم وجود الكائنات الحية الدقيقة فيها وذلك في حالة حصولها على طعام كاف ومناسب . أما إذا كان الطعام غير مناسب للحشرة بسبب نقصه لبعض المواد الغذائية فإن وجود الكائنات الحية الدقيقة بالحشرة يصبح حيوياً .

نقل الكائنات الحية الدقيقة : في الكائنات الحية الدقيقة التي ترتبط ارتباطاً ثابتاً بالحشرات يجب تدبير انتقالها من جيل الآباء إلى جيل الأبناء وتوجد أربع طرق رئيسية لنقل هذه الكائنات الحية الدقيقة (بروكس Brooks عام ١٩٦٣ - ب) .

الفصل الثالث

الجسم الدهنى وعمليات الأيض

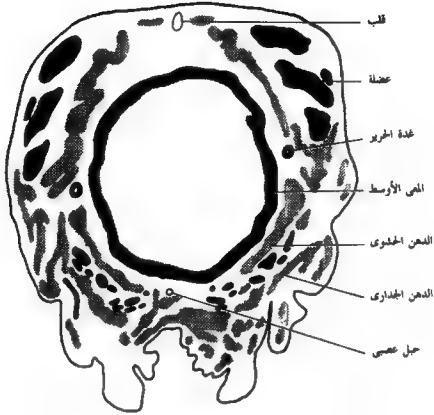
THE FAT BODY AND METABOLIC PROCESSES

يتكون الجسم الدهنى فى الحشرات من خلايا تشابه خلايا الدم ، وتتجمع الخلايا لتكون نسيج غير منتظم ومتنثر . ويقوم الجسم الدهنى بتخزين المواد الغذائية داخل الجسم كما يقوم فى بعض الحشرات بتخزين المواد الإخراجية . فى حشرات قليلة جدا يتحول الجسم الدهنى ليصبح كعضو منتج للضوء . وللجسم الدهنى أهمية عظمى كمركز يحدث به كثير من العمليات الأيضية .

يتضمن الأيض ، وفوق كل شيء ، الاستفادة من المواد الغذائية التى امتصت من القناة الهضمية ، وتمثيل هذه المواد إما إلى مواد جسمية أو أكسدها لإنتاج الطاقة . وتعتبر المواد النشوية هى المصدر العام للطاقة فى الحشرات ، ولكن فى بعض الأنواع يمكن الاستفادة من الدهون فى إنتاج الطاقة أثناء الطيران . تتأكسد المادة النشوية فى سلسلة من الخطوات الصغيرة وبالتالي فإن الطاقة التى تتحرر يمكن الإحتفاظ بها فى روابط فوسفاتية عالية الطاقة . بهذا الشكل تصبح الطاقة متاحة داخل جسم الحشرة لكى تقود عمليات الأيض الأخرى وبالذات عمليات إنتاج وتخليق المركبات كمصدر للطاقة فى العضلات .

٣ - ١ الجسم الدهنى Fat body

يتكون الجسم الدهنى فى الحشرة من كتل مفككة أو مدجة من خلايا ترتبط بغلاف غشائى معلق بحرية فى تجويف الهيمولف ولذلك فإنه يُغمر فى الهيمولف . ترتب الخلايا فى خطوط أو صفوف غير منتظمة ، والترتيب هنا يكون ثابتا نسبيا بالنسبة للنوع الواحد من الحشرات . وغالبا ما توجد طبقة جدارية من الدهن تحت جدار الجسم مباشرة ، كما توجد طبقة حشوية تغلف القناة الهضمية (شكل ٣ - ١) .



شكل (٣ - ١) : قطاع عرضى لى يره أى دلق من جس *Pieris* بين توزيع الدهن .

٣ - ١ - ١ الخلايا المغذية

يتكون الجزء الأكبر من الجسم الدهنى من خلايا تسمى الخلايا المغذية ، ففى البرقة الصغيرة، تحتوى هذه الخلايا على محتويات قليلة وأنوية مستديرة ولكن بمرور الوقت تظهر فجوات داخل هذه الخلايا وتمتلئ بمواد غذائية مخزنة كالجليكوجين أو الدهن أو البروتين . وتصبح النواة منضغطة وكثيفة ومستطيلة أو ذات شكل نجمى، وقد لا تظهر الحدود بين الخلايا بالرغم من أنها تصبح مرئية مرة أخرى عندما تنفذ هذه المحتويات الغذائية من الخلايا . وفى وقت حدوث التطور فى الحشرات كاملة التطور تظهر فى الخلايا المغذية حبيبات من مواد تشبه الألبومين وتعتبر هذه الحبيبات كمنتجات لتخليق البروتين الدهنى ، ولكن نار وجورج (Nair & George) عام ١٩٦٤ يعتبرها هذه الحبيبات من المكونات الخلوية الناتجة عن تخليق الدهن .

تشبه الخلايا المغذية بعض خلايا الدم وقد توجد علاقة وثيقة بينهما . وهناك اعتقاد سائد أن خلايا الدم تدخل وتضاف إلى مكونات الجسم الدهنى . ففى الحشرات المائية التابعة لتفاريات الأجنحة يزداد حجم الجسم الدهنى خلال فترة الحياة باحتوائه على خلايا الدم الدهنية الحرة *Adipohaemocytes* . أما فى حشرة *Aleyrodes* فإن خلايا الجسم الدهنى تسبح بحرية فى الميمولف وبذلك لا يوجد تحديد واضح بين خلايا الجسم الدهنى وخلايا الدم .

في الخلايا المغذية يحدث تراكم للغذاء المخزون وعادة يشكل الدهن معظم المخزون الغذائي، ويخزن الدهن على أشكال مختلفة تعتمد على نوع الغذاء الذي تناوله الحشرة وعلى درجة حرارة التخليق . وتوجد عادة المادة النشوية في الجسم الدهني على هيئة نشا حيواني (جليكوجين) وقد يوجد أيضا البروتين . وعادة لا يخزن البروتين بكمية محسوسة في الحشرات الكاملة ولكنه يوجد في الخلايا المغذية لشغالات نحل العسل أثناء الشتاء حيث تستخدمه في انتاج الافرازات اللعابية التي تتغذى عليها اليرقات في الربيع التالي .

يزداد المخزون الغذائي عادة خلال فترة حياة اليرقة وخاصة في الحشرات كاملة التطور، فقد وجد أن اليرقة النامية التي تملأ الحلة العسل تحتوي على جسم دهني يشكل ٣٣٪ من الوزن الجاف للجسم .

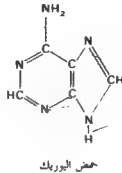
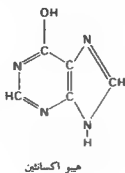
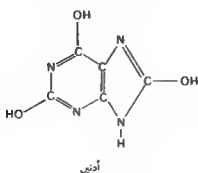
يلعب الغذاء المخزون دورا هاما وحيويا في الحشرة أثناء فترات عدم تناولها للطعام سواء أكانت فترات طويلة أو قصيرة . وأثناء الطيران الطويل يعتبر المخزون الغذائي في الجسم الدهني المصدر الرئيسي للطاقة ، وهناك حقيقة عامة مفادها أن الحشرة تقدر على القيام بالطيران عندما يكتمل المخزون الغذائي في الجسم الدهني . كما تستطيع الحشرات الكامنة أو الساكنة أن تعيش بفضل هذا المخزون الغذائي الذي يتركز ويتراكم بكمية كبيرة قبل دخول الحشرة في دور السكون . فمثلا تقوم بعوضة الكيولكس ببناء مخزون غذائي كبير في الخريف وبالتالي فإنه مع بداية الشتاء يشكل الجسم الدهني حوالي ٣٠٪ من وزن الجسم الرطب . ومع نهاية الشتاء ينفذ هذا المخزون بدرجة كبيرة من الجسم الدهني حتى أن هذا الجسم الدهني يشكل حوالي ٦٪ فقط من الوزن الرطب لجسم البعوضة .

يستخدم المخزون الغذائي في يرقات الحشرات كاملة التطور أثناء عملية تطور الحشرة عندما تقوم الحشرات الكاملة ببناء أنسجة جديدة . ويختلف مصير الجسم الدهني في هذه الفترة . وعموما تكون خلايا الجسم الدهني حية ولكن في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تتحلل هذه الخلايا غالبا . ويعاد بناء الجسم الدهني بعد ذلك في الحشرة الكاملة من الخلايا القليلة المتبقية من اليرقة أو من النسيج الجنيني . ويعتمد إنتاج البيض أيضا على المخزون الغذائي في الجسم الدهني وبالذات في الحشرات التي لا تتناول طعاما في طور الحشرة الكاملة وهنا يكون الجسم الدهني أكثر وضوحا ونموا في الأنثى عنه في الذكر .

٣ - ١ - ٢ خلايا اليورات

تنتشر خلايا اليورات بين الخلايا المغذية في الجسم الدهني لكثير من الحشرات مثل الكوليولا والصرصور الذرق وبعض اليرقات، وفي هذه الخلايا يتراكم حمض اليوريك . ويلاحظ أنه في هذه الحشرات تغيب أنابيب مليبيجي أو أنها توجد ولكن لا تقوم بإخراج حمض اليوريك وهنا تعتبر عملية تراكم هذا الحمض في خلايا اليورات صورة من صور الإخراج يطلق عليها الإخراج التخزيني . في بعض الحشرات الأخرى مثل يرقات حرشقية الأجنحة ، والتي فيها تؤدي أنابيب مليبيجي وظيفتها الإخراجية على الوجه الأمثل ، يلاحظ وجود تراكبات لحمض اليوريك في بعض الخلايا المغذية أثناء الأعمار اليرقية المختلفة، ثم تمر إلى أنابيب مليبيجي عند دخولها في طور العفراء . ومن المحتمل أن تكون هذه التراكبات هي المنتجات النهائية للعمليات الأيضية في الخلايا الفردية ولا توجد أدلة تشير إلى أن هذه الخلايا تعتبر مخازن يحدث بها تراكم للمنتجات الأتية من أجزاء أخرى في الجسم .

من الممكن أن يخزن حمض اليوريك في خلايا اليورات كحفظ للتروجين الذي يستعمل في إنتاج أعضاء جديدة أو أنه بعد إختزال حمض اليوريك الى هيوأكسنتين يصبح متاحا للأمداد بمركبات البيورينات مثل الأدينين اللازم لتخليق البروتين النووى ولكن الأنزيمات اللازمة لاتمام هذه التفاعلات غير معروفة في الحشرات (كيلبى Kilby عام ١٩٦٣).



٣ - ١ - ٣ الخلايا الفطرية

الخلايا الفطرية هي الخلايا التي تحتوي على الكائنات الحية الدقيقة . في كثير من الحشرات مثل الصراصير تنتشر هذه الخلايا خلال الجسم الدهنى وتقوم هذه الكائنات بتخليق عناصر غذائية . ففي حشرة *Blaberus* (على الأقل) لا تختلف الخلايا الفطرية في التركيب عن الخلايا المغذية العادية وكل فرد من أفراد البكتريا الموجودة يغلف بنشاء (وولكر Walker عام ١٩٦٥) .

٣ - ١ - ٤ الخلايا القصبية

في يرقات نغف معدة الخيل (من ثنائية الأجنحة التي تتطفل يرقاتها على تجاويف الحيوانات الثديية أو أنسجتها) *Gastrophilus* توجد الخلايا القصبية التي تتميز بأن لها أعداد من القصبيات الهوائية المنتشرة داخل الخلايا .

والخلايا القصبية كبيرة جدا حيث يصل قطر الخلية ما بين ٣٤٠ إلى ٤٠٠ ميكرون وهذه الخلايا غالبا ما تملأ الثلث الخلفى من الجسم الدهنى (أنظر شكل ٣ - ١) . تقضى يرقة *Gastrophilus* جزء من حياتها مرتبطة بجدار معدة الحصان وخلال هذه الفترة تتغذى على الهيموجلوبين . في البداية ينتشر الهيموجلوبين خلال الجسم الدهنى للحشرة ولكن بعد ذلك يصبح مركزا في الخلايا القصبية التي يمكن تمييزها عن الخلايا المغذية النموذجية . وتُظهر هذه الخلايا مع الهيموجلوبين قدرة اليرقة على الاستخدام الأمثل للهواء المتقطع الذى يصلها مثل فقاعات الغاز في طعام الحصان (كيلين ، وانج Keilin & Wang عام ١٩٤٦) .

٣ - ١ - ٥ الخلايا الأخرى

في ملكة النمل الأبيض ، يختلف الجسم الدهنى من الناحيتين التركيبية والكيمائية عن الجسم الدهنى في باقي أفراد المستعمرة بما فيها اليرقات . ويحدث هذا الاختلاف في التركيب عن نظيرة في اليرقة في حشرة *Kaloterms* عندما

تغذى الملكة في البداية بواسطة أعضاء المستعمرة الآخرين ، وهنا تظهر خلايا متخصصة Grass'e & (1963, 1964 Gharagozlou) . ويحتوي الجسم الدهني للملكة على قليل من الجليكوجين أو الدهن ومن المحتمل أن يتخصص في تخليق البروتين . ويظل ذلك في وجود المستوى العالي من الإفرازات التي تنفذ عليها الملكة بواسطة أعضاء المستعمرة الآخرين وفي وجود الكميات الكبيرة من البروتين التي تحتاجها الملكة لإنتاج أعداد هائلة من البيض .

يتراكم الكالسسيوم في الجسم الدهني لليرقات آكلة النباتات الغضة من رتبة ثنائية الأجنحة على هيئة كريات الكالسومية Calcospherites .

٣ - ٢ التلألؤ (إنبعاث الضوء) Luminescence

يظهر عدد من الحشرات بمظهر متلألئ ، ولكن في حالات كثيرة يرجع التلألؤ إلى البكتريا . ويحدث التلألؤ الذاتي (دون دخل للبكتريا في ذلك) في قليل من حشرات الكولبولا مثل *Onychiurus armatus* وفي حشرة *Fulgora lanternaria* (من رتبة متجانسة الأجنحة) وفي قليل من اليرقات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة من عائلتي *Bolitophilidae* ، *Platyuridae* وفي عدد كبير نسبيا من الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة من عائلات *Phengodidae* ، *Elateridae* ، *Lampyridae* . في هذه العائلات يحدث التلألؤ في كلا الجنسين أو قد يحدث في الأنثى ، وقد يحدث أيضا في اليرقات .

توجد الأعضاء المنتجة للضوء في أجزاء مختلفة من الجسم . فينبعث من جميع أجزاء جسم حشرة *Onychiurus* وهج ، ولكن في معظم الخنافس تكون أعضاء الضوء مندمجة نسبيا ومنضمة مع بعضها ، وتوجد عادة على السطح البطني لمنطقة بطن الحشرة . في ذكور حشرة *Photuris* (من رتبة غمدية الأجنحة) يوجد زوج من أعضاء الضوء في المنطقة البطنية لكل من الحلفتين السادسة والسابعة البطنية . أما في الإناث فتكون هذه الأعضاء أصغر وعادة توجد على حلقة واحدة فقط .

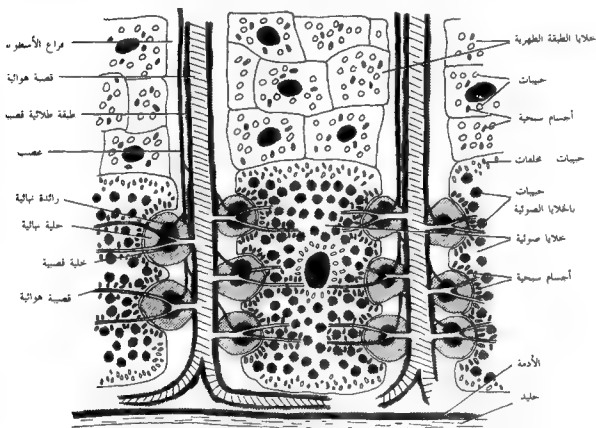
يوجد باليرقات زوج من أعضاء الضوء الصغيرة على الحلقة البطنية الثامنة ولكن تختفي هذه الأعضاء أثناء التحول عند تكوين أعضاء الحشرة الكاملة .

أما في حشرة *Fulgora* فيوجد عضو الضوء في الرأس . تشتمل أعضاء الضوء عموما من الجسم الدهني أما في حشرة *Bolitophila* (من رتبة ثنائية الأجنحة) فتتكون هذه الأعضاء من النهايات البعيدة المتطاولة لأنابيب ملبجي .

٣ - ٢ - ١ تركيب العضو المنتج للضوء

درس سميث (Smith عام ١٩٨٣) بالتفصيل تركيب عضو الضوء في حشرة *Photuris* والوصف التالي يعتمد أساسا على هذه الدراسة . يتكون كل عضو ضوئي من عدد من الخلايا الكبيرة تسمى الخلايا الضوئية (Photocytes) التي تقع تحت خلايا البشرة مباشرة وتحدها من الخلف بعدة طبقات من خلايا تسمى خلايا الطبقة الظاهرية (شكل ٣ - ٢) ، أما الجليد الذي يكسو عضو الضوء فيكون شفافا . وترتب الخلايا الضوئية لتشكيل

اسطوانات تمتد عند الزوايا القائمة للجليد ، ويمتد في كل اسطوانة قضبان هوائية وأعصاب . تنفرع كل قضبة هوائية إلى عدة أفرع عند الزوايا القائمة وعندما تدخل هذه الأفرع منطقة الخلايا الضوئية فإنها تغطي عددا من القضيبات التي تسير بين الخلايا الضوئية موازية للجليد . وتتباعد القضيبات عن بعضها بمسافة تتراوح ما بين ١٠ إلى ١٥ ميكرون بين الواحدة والأخرى ، وحيث أن سمك الخلايا الضوئية حوالي ١٠ ميكرون فإن طريق الانتشار للأوكسجين يكون قصيرا . وينحصر منشأ القضيبات الهوائية في خلية نهائية قضبية كبيرة في العشاء الداخلي . وفي بعض أنواع الحشرات تكون الخلايا النهائية غير نامية بدرجة كافية .

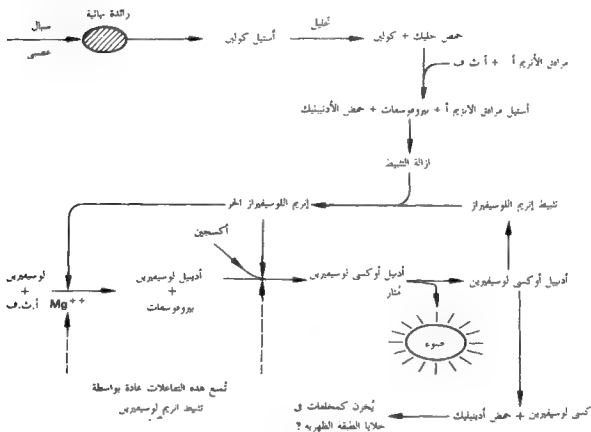


شكل (٢-٣) : مقطع تخطيطي خلال جزء من عضو الضوء في حشرة *Photuris* . تفر القضيبات الهوائية بين الخلايا الضوئية ولكنها لا تدخل في الخلايا (عن سميت Smitt عام ١٩٦٣) .

تدخل الأعصاب نهاية الخلية الضوئية الاسطوانية كزوائد نهائية بين الأغشية البلازمية للخلية النهائية والخلية القضبية والتي منها تفرخ القضيبات . يوجد نوعان من الحويصلات في الزائدة النهائية ، الحويصلة الكبيرة ويبلغ بعدها من جانب إلى الآخر حوالي ١٠٠٠ أنجستروم وتشبه القطرات الصغيرة للخلايا العصبية الإفرازية ، والحويصلة الصغيرة ويبلغ بعدها من جانب إلى الآخر حوالي ٢٠٠ — ٤٠٠ أنجستروم وتشبه تماما الحويصلات الموجودة في المناطق قبل التشابكية Presynaptic وتحتوي على الأسيتيل كولين .

تحتوى الخلايا الضوئية على حبيبات ، وكل واحدة تحتوي على تجويف يرتبط مع السيترولازم بواسطة عنق ، يفترض البعض أن مواد التفاعل الخاصة بإنتاج الضوء توجد في هذه الحبيبات . توجد أيضا حبيبات أصفر من لائحة الظهرية والناحية البطنية . تنتشر الجسيمات الكوندرية (الميتوكوندريا) بدرجة غير كثيفة ماعدا عندما تجاور الخلية الخلايا النهائية والفصيصات . تحتوى خلايا الطبقة الظهرية على حبيبات أيضا وتعتبر عموما كحبيبات يورات ، ويُعتقد أن اللوسيفيرين الأكسجيني (Oxyluciferin) الخاص بإنتاج الضوء يخزن في هذه الحبيبات . في حشرة *Photinus* (من رتبة غمديات الأجنحة) يوجد مصدرين للضوء ويحتوى كلاهما على حوالى ١٥٠٠٠ خلية ضوئية ويشكلوا حوالى ٦٠٠٠ أسطوانة بكل واحدة من ٨٠ إلى ١٠٠ خلية نهائية .

٣ - ٢ - ٢ آلية إنتاج الضوء



مخطط بين التفاعلات الخاصة بإنتاج الضوء

(أ.ت.ف = أدينوزين ثلاثي الفوسفات)

ينتج الضوء أساسا بواسطة أكسدة اللوسيفيرين في وجود إنزيم اللوسيفيراز . في البداية يتم تنشيط اللوسيفيرين بواسطة مركب أدينوزين ثلاثي الفوسفات (أ.ت.ف) في وجود أيونات الماغنسيوم وإنزيم اللوسيفيراز لينتج مركب أدينيل لوسيفيرين . ويتأكسد هذا المركب بواسطة مركب البيروكسيد العضوي في وجود إنزيم اللوسيفيراز

مرة أخرى لينتج ما يسمى باسم أدنيل أو كسي لوسيفيرين المُثار الذى ينحل تلقائياً إلى أدنيل أو كسي لوسيفيرين ذو الطاقة المنخفضة مع انتاج الضوء . ويمكن الحصول على الطاقة اللازمة لهذا التفاعل مباشرة من عملية الأكسدة وليس من مركب أدنوزين ثلاثى الفوسفات . ويعتبر التفاعل ذو كفاءة عالية حيث تتحرر حوالى ٩٨٪ من الطاقة على هيئة ضوء . يبط أدنيل أو كسي لوسيفيرين ذو الطاقة المنخفضة التفاعل التالى وربما يتم ذلك بأنه يصبح مرتبط بانزيم لوسيفراز . ويزيل البيروفوسفات هذا الشحيط . ويرى بعض الباحثين أنه عند تنبيه عضو الضوء بواسطة عصب ، يتحرر الاستيل كولين عند النهاية العصبية ويتفاعل الاستيل كولين مع أدنوزين ثلاثى الفوسفات ومرافقه الانزيم أ لينتج البيروفوسفات الذى يصب في حبيبات الخلية الضوئية وينبه انتاج الضوء عن طريق اذالة تثبيط انزيم اللوسيفراز . أثناء التفاعل في الخلية الضوئية تتحرر كمية أكبر من البيروفوسفات التى تنتشر في الخلية لتطيل مدة فترة التفاعل (Gilmour ، 1961 و Mc Elroy 1965) .

٣ - ٢ - ٣ لون الضوء الناتج

في كثير من الحشرات يكون الضوء المنبعث من أعضاء الضوء ذو لون أخضر مصفر ويمتد شريط ضيق مر أطوال موجه تتراوح ما بين ٥٢٠ إلى ٦٥٠ ملليميكرون في حشرى *Photinus* ، *Lampyris* (من رتبة غمدية الأجنحة) . ويكون الضوء ذو لون أخضر مائل للزرقة في حشرة *Bolitophila* وأبيض في حشرة *Fulgora* . في يرقات وإناث الحشرات الكاملة *Phrixothrix* (من غمدية الأجنحة) يوجد ١١ زوجاً من أعضاء الضوء، الأخضر على الصدر والبطن وزوج واحد من أعضاء الضوء الأحمر على الرأس .

٣ - ٢ - ٤ التحكم في إنتاج الضوء

تتغذى أعضاء الضوء في حشرة *Photuris* عصبياً من العقدتين العصبيتين البطنيتين الأخيرتين . تمتد المحاور العصبية (التى تؤثر عبر الخلايا النهائية) إلى أجزاء صغيرة من كل عضو وهذه الوحدات يتم تنبيهها لإنتاج الضوء دون أى اعتماد على ما إذا كان هذا العضو في حالة راحة أم لا . توجد فترة تأخير طويلة بين وقت حدوث تنبيه للعصب ووقت إنتاج الضوء ويقترح البعض أن فترة التأخير هذه ترجع إلى الانتشار الكيماوى لمسافة معينة قبل أن تبدأ إنتاج الضوء . ومن الممكن أن وصول السبيل العصبى عند النهاية العصبية يؤدي إلى تحرير الأسيتل كولين الذى ينتشر بعد ذلك للخارج ليبدأ التفاعل في الخلايا الضوئية . والوهج الضوئى الناتج من كل وحدة يكون قصيراً جداً ولكن كل الوحدات لا تعمل مع بعضها في آن واحد ، وبالتالي فإن العضو بأكمله ينتج وهجا ضوئياً طويلاً نسبياً (كارلسون Carlson عام ١٩٦٩ — علم وظائف أعضاء الحشرات المتقدم الجزء السادس) .

في حشرة *Photinus* تستغرق الوهجة الضوئية من العضو كله مئات قليلة من الملى ثانية . والوهج الضوئى يتلو الواحد الآخر على فترات زمنية منتظمة ، ولكن في بعض يرقات الحشرات وفي حشرى *Platyrra Lampyris* (من رتبة ثنائية الأجنحة) ينبعث الضوء كوهج طويل البقاء . وفي هذه الحشرات تكون الخلايا النهائية أقل نمواً من تلك التى في حشرة *Photinus* ويتم التحكم في آلية انتاج الضوء بطريقة مختلفة .

٣ - ٢ - ٥ إنتاج الضوء في الحقل

في معظم الحشرات يكون لإنتاج الضوء أهمية جنسية ، حيث تنتج ذكور حشرة *Photinus* وهج ضوئى على فترات تقدر بحوالى ٥,٨ ثانية بين الوهجة والأخرى وذلك أثناء طيرانها على ارتفاع ٥٠ سنتيمتر من سطح

الأرض ، وتقيم الاناث على سطح مرتفع مناسب فإذا ما وصل اليها الوهج المنبث من الذكور من مسافة حوالى مترين فإن الاناث تستجيب بانبعاث وهج ضوئى منها . وقد لوحظ وجود تأخير حوالى ٢ ثانية بين الھج الضوئى للذكور والاناث ، وقد وجد أن طول فترة التأخير تكون صفة مميزة لنوع الحشرة وينجذب الذكر إلى وهج الأنثى ويتابع التوهج يحط الذكر على الأنثى . وبالنسبة لحشرة *Lampyris* فإن الوهج المستمر من الانثى يعمل على جذب الذكر .

تقوم يرقة حشرة *Bolitophila* بغزل شبكة من خيوط حريرية جيلاتينية ومن الممكن أن الضوء المنبث من هذه اليرقة يعمل كَشَرَك لجذب الحشرات التى تقع فى هذه الشبكة فتأكلها اليرقة .

٣ - ٣ الأيض التنفسي Respiratory metabolism

عادة يمكن الحصول على الطاقة من اكسدة المادة النشوية كالأتى



ولكن هذا التفاعل لايم فى خطوة واحدة على درجات حرارة الجسم العادية ، بل يحدث فى سلسلة من الخطوات القصيرة . وتُسَهِّل كل خطوة بواسطة مادة مُخَفِّزة خاصة أو أنزيم . وبهذه الطريقة يمكن حفظ وصيانة معظم الطاقة الحرة أما إذا كان التحلل مباشرا فإن معظم هذه الطاقة تتبدد على هيئة سخونة .

الجزء الأول من هذا التحلل يكون لاهوائيا ويعرف باسم عملية تحلل الجليكوجين Glycolysis الذى يتم فى السيتوبلازم بعيدا عن الجسيمات الكوندرية . وعادة يؤدى تحلل الجليكوجين إلى تكوين البيروفات التى يتم اكسدتها من خلال الجسيمات الكوندرية بواسطة انزيمات دورة حمض الستريك (تسمى هذه الدورة أيضا باسم دورة حمض الكربوكسيلك الثلاثى Tricarboxylic أو دورة كريس krebs) (أنظر الشكل التخطيطى الذى يوضح عملية تحلل الجليكوجين بعد ذلك بقليل) . أما الطاقة المتحررة فى هذه التفاعلات فإنها تُحفظ فى جهاز الأوكسيداز النهائى المتضمن السيتوكرومات .

فى عضلات طيور الحشرات ، يوجد اقتراح أن الطريق المادى هو دورة قصيرة تنطلق منها الطاقة اكتر سرعة لتقابل احتياجات العضلات . ويكون النظام الأنزيمى مثل ذلك الذى يحدث فى تحلل الجليكوجين حيث ينتج الفا جليسروفوسفات بالإضافة إلى البيروفات الذى يتأكسد بعد ذلك مع النقل المباشر للطاقة إلى جهاز السيتوكروم بهذه الطريقة تأخذ دورة حمض الستريك بأكملها طريق جانبي .

بعض البحوث الأخرى ترى أن الفا جليسروفوسفات قد لا تكون له أهمية اكتر من البيروفات فى تزويد عضلات الطيور بالطاقة ويعتمد انتاج البيروفات على تزويد التفاعل بمستقبل أيدروجينى مناسب ومن أهم هذه المستقبلات نيكوتين أميد — أدينين ثنائى النيوكلييتيد (ن . أ . ث أو NAD) ويسمى هذا المركب أيضا ثنائى فوسفويريدين نيوكلييتيد (ث . ف . ن أو DPN) ويعتمد استخدام هذا المركب على إعادة تجديده من الشكل المختزل المحتوى على الايدروجين (ن . أ . ث — يد٣ NADH₂) ويحدث ذلك خلال تكوين الفا جليسروفوسفات من ثنائى

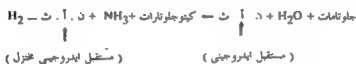
إيدروكسى استيون فوسفات . وقد ترجع أهمية الفا هيلسروفوسفات فى ذلك ، فضلا على أهميته فى النقل المباشر للطاقة إلى النظام السيتوكرومى (أنظر تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ - ج) .

٣ - ٣ - ١ مصادر الطاقة

من المحتمل أن تشكل المواد النشوية (مثل الجلوكوز والجليكوجين) المواد الأساسية للأكسدة ولكن دورها ؛ يتنوع تمهد الطريق للتحويل الوسطى للسكربيات المتكونة من أعداد مختلفة من ذرات الكربون وتعمل من الممكن حدوث الأيض التأكسدى لمعظم المواد النشوية . (جلمور Gilmour عام ١٩٦١ ، تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ - أ) .

تعمل أيضا دورة حمض الستريك كطريق للأكسدة النهائية للدهون التى تستخدم فى إنتاج الطاقة عند طوار بعض الحشرات . والناتج النهائى لتحلل الأحماض الدهنية هو أستيل مرافق الانزيم أ الذى يمكن أن يدخل دورة حمض الستريك .

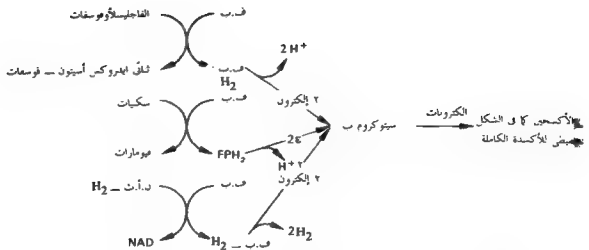
وينتج عن نزع مجاميع الأمين من الأحماض الأمينية Deamination الى ظهور مركبات وسطية فى دورة حمض الستريك وهذه المركبات يمكن أن تعتبر مصدرا للطاقة أيضا . ففي الجسم الدهنى للجراد الصحراوى يتحول الجلوتامات الى ألفا كيتوجلوتارات وهو أحد المركبات الوسطية فى دورة حمض الستريك كما فى المعادلة التالية .



٣ - ٣ - ٢ تحرير الطاقة المخفوظة

قبل أن تدخل السكربيات فى تفاعلات أفضية يتم فسفرتها بإضافة مجموعة فوسفات لها ، وتتضمن أكسدة هذه السكربيات بعد ذلك اذالة إيدروجين منها Dehydrogenation وينتج عن ذلك تغيرات تركيبية فى جزيء السكر يصاحبها إعادة توزيع الطاقة الداخلية فى النظام وبالتالي فمعظمها يتركز فى رابطة تربط الفوسفات الأساسى لباقي النظام . وبهذه الطريقة تتكون رابطة غنية بالطاقة . أما عند عملية ازالة الفسفرة تنتقل الرابطة الغنية بالطاقة لجزيء، أدينوزين ثنائى الفوسفات (أ - ٢ - ف أو ADP) وتحوله إلى أدينوزين ثلاثى الفوسفات (أ - ٣ - ف أو ATP) (أنظر بالدوين Baldwin عام ١٩٤٩) .

بعد نزع الأيدروجين فى عملية إزالة الأيدروجين لا ينقل مباشرة إلى الأكسجين ولكنه يمر إلى بعض مستقبلات الأيدروجين الأخرى وهى عادة ن.أ.ث. وعندما يستقبل الأيدروجين فإنه يصبح فى الصورة المختزلة (ن.أ.ث. - H_2) . وهذا المركب يمر الأيدروجين إلى الفلافوبروتينات (ف.ب) الذى يصبح مختزلا (ف.ب - H_2) . ويمكن لمركب الفالجيليسروفوسفات (المتكون فى عملية التحلل الجليكوجينى) والسكسينات (المتكونة فى دورة حمض الستريك) أن ينقلا الأيدروجين مباشرة . تمر الالكترونات من الفلافوبروتينات إلى نظام السيتوكروم وتتحرك أيونات الأيدروجين فى المحلول . تحتوى السيتوكرومات على ذرة حديد مركزية القادرة على الأكسدة العكسية والأختزال بنزع أو إضافة الكترونات .



تحتوي السيتوكرومات على ذرة حديد مركزية القادرة على الأكسدة العكسية والأختزال بنزع أو اصابة إلكترونات .

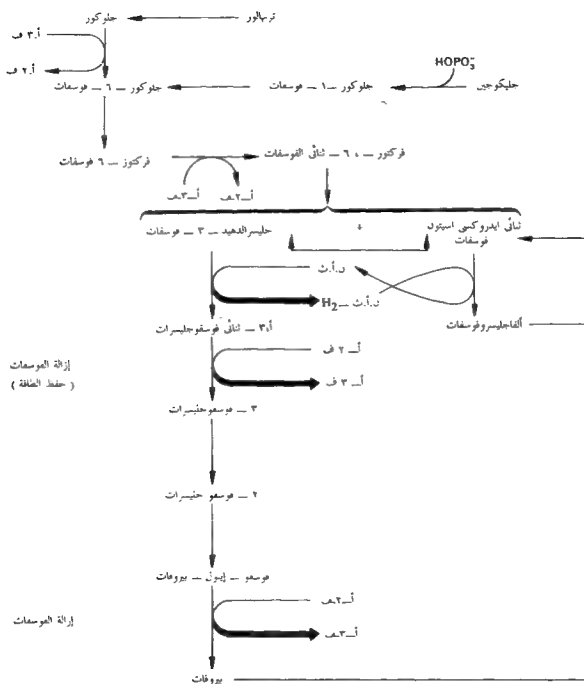


وبالتالى فإنه عند نقل الالكترونات من الفلافوبروتين إلى سيتوكروم ب (الأول في السلسلة) يصبح التفاعل الآتى .



ترتب السيتوكرومات المختلفة في سلسلة من الجهود التصاعديّة ؛ من - ٠.٨ فولت عند الفلافوبروتين إلى + ٠.٢ فولت عند الأكسجين . وهنا يمكن أن يقال أن كل مرحلة تكون المادة مؤكسدة أقوى من المادة السابقة . هذا يعنى مثلا أن سيتوكروم أ يقبل الكترونات وباستعداد أكبر من السيتوكروم ج بينما يعتبر السيتوكروم الأخير أقوى كإداة مختزلة ويعطي الكتروناته بقوة . وهنا يحدث تدفق هادئ للالكترونات من الفلافوبروتين إلى أكسجين ، والنقل النهاى من سيتوكروم أ إلى الأكسجين يتم تخفيذه بالسيتوكروم أكسيداز .

في بعض أنسجة الحشرات يوجد سيتوكروم يسمى سيتوكروم ب٥ الذى يوجد خارج الجسيمات الكوندرية وهو يختلف عن باقى السيتوكرومات (ومن المحتمل أن تكون الخطوة الأولى في نقل الالكترونات من الفلافوبروتين إلى سيتوكروم ب٥ . وتتابع مرور الالكترونات من الفلافوبروتين إلى سيتوكروم ب٥ هو الأكسيداز النهاى لمقارنة بالسيتوكروم أكسيداز (جلمور عام ١٩٦١) . ويوجد هذا السيتوكروم في العضلات أثناء غوها بينما يغيب العضلات المكتملة نموها مما يوحي أنه قد يرتبط بتخليق البروتين (أنظر تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٦ - ج) .



عملية تحليل الجليكوجين التي تحدث في السيتوبلازم

بارتفاع حالة الأكسدة ، تنطلق طاقة حرة التي تعمل على إنتاج رابطة عالية الطاقة مرتبطة بالفوسفات الموجودة في أ.٢.٠ ف ليتنج أ.٣.٠ ف . ويخزن الجزء الأكبر من الطاقة الناتجة من هذا التفاعل في هذه المرحلة . ولكن يمكن لبعض أ.٣.٠ ف أن تتكون من عملية تحلل الجليكوجين ومن دورة حمض الستريك . في كل الحالات تنتج عملية أكسدة جزيء واحد من الجلوكوز زيادة صافية مقدارها ٣٨ من ر وابط الطاقة المصاحبة لمركب أ.٣.٠ ف . و هذا المركب الأخير هو المصدر الوحيد المعروف للطاقة الذي يمكن الاستفادة منه في العمليات الحيوية في الحيوان . ولكن نختص باقي الفوسفات النيوكليتيدي بحفظ الطاقة مثل مركبات إينوزين ثلاثي الفوسفات ، جوانوزين ثلاثي الفوسفات ، يوريدين ثلاثي الفوسفات . سيتيدين ثلاثي الفوسفات عموما يتم إنتاج الطاقة عند الاحتياج إليها وقليل منها يمكن تخزينه في شكل متاح ومباشر . بعض الطاقة يمكن تخزينها في أ.٣.٠ ف ، ولكن تزويد المركب الأخير بالطاقة يكون محدودا لأن أ.٢.٠ ف يعتبر ضروريا لنقل الطاقة ولذلك يجب أن يعاد دوران كل من أ.٢.٠ ف ، أ.٣.٠ ف . ويزداد تخزين الطاقة بنقل الروابط عالية الطاقة إلى الفوسفاجينات (مثل الأرجنين في الحشرات) بالرغم من وجودها بتركيزات قليلة . والطاقة المخزنة في الأرجنين فوسفات لا تعتبر متاحة مباشرة ولكنها يمكن أن تُنقل بسرعة إلى أ.٢.٠ ف .



٣ - ٣ - ٣ الاستفادة من الطاقة

يمكن الاستفادة من الطاقة المحفوظة خلال عمليات التنفس في الشايط العضلي والتخليق البيولوجي والآليات النشطة الأخرى في الخلية . ومن المحتمل أن تحتوي جميع خلايا الجسم على إنزيم ادينوزين ثلاثي الفوسفاتاز (أ.٣.٠ فاز) الذي يحلل أ.٣.٠ ف بنزع مجموعة الفوسفات وربطتها الغنية بالطاقة وقد تُنقل مجموعة الفوسفات إلى جزيئات المستقبل المختلفة حيث تقسمها .

ويكون تأثير عملية الفسفرة هو تنشيط جزيئات المستقبل حيث تكون هذه الجزيئات مستعدة لكي تلعب دورا في التفاعلات ، فمثلا يتم تنشيط الجلوكوكوز بتحويله إلى جلوكوكوز - ٦ - فوسفات .

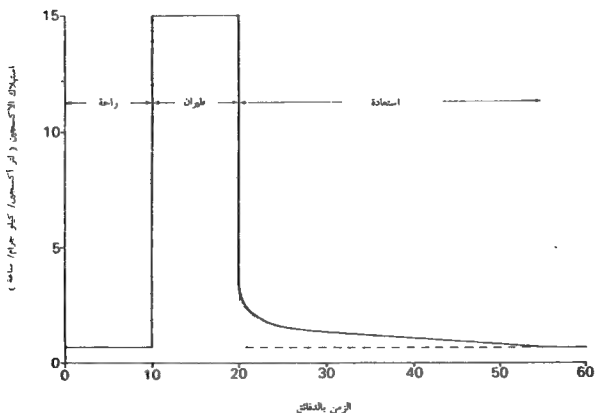


وتعمل الطاقة على حدوث الامتصاص النشط للجلوكوكوز بواسطة الخلايا في الاتجاه المضاد لتركيزات المواد .

في الحشرات التابعة لرتبتي الرعاشات ومستقيمة الأجنحة تتحرر مجموعتان من الفوسفات (كل واحدة مع رابطة عالية الطاقة) من مركب أ.٣.٠ ف وتعرف الانزيمات المسؤولة عن ذلك باسم مجموعة انزيمات الأبيراز . ويعتمد نشاط هذه الانزيمات على درجة الحرارة التي تعكس تحديد نشاط الحشرة ، حيث يزداد النشاط أثناء الطيران بالذات عند الارتفاع النسبي لدرجة الحرارة . تكون لوفيات عضلات الطيور في الحشرات التابعة لرتبتي ثنائية وغشائية الأجنحة أكثر تخصصا مع إنزيم أ.٣.٠ فاز القادر على نزع مجموعة واحدة من الفوسفات من مركب أ.٣.٠ ف .

يُوجد بالأنسجة الأخرى (عدا عضلات الطيران) انزيم لأكسيك ديبيرو جيناز الذى يؤدي إلى تكوين جزئ من حمض اللاكتيك لكل جزئ جلوكوز مستعمل مع زيادة صافية في الطاقة . ويحدث هذا النظام في الحشرات في الأنسجة التي يقل أمدادها بالأكسجين ، وبالتالي توجد في عضلات الأرجل للبقعة المائية *Belostoma* وفي البر المائية *Chironomus* ، كما توجد في عضلات الفخذ للتطاطات التي تحتاج إلى كمية كبيرة من الطاقة عند القفز . هذه العضلات التي تبعد عن الثغور التنفسية وتزود بكمية قليلة نسبياً من الأكسجين (Mc shan & 1957) .

عند حدوث التنفس اللاهوائي ، تتأكسد النواتج النهائية بمجرد أن يتاح وجود كمية كافية من الأكسجين . أخرى . ويسمى الاحتياج الأكسجيني لعملية الأكسدة هذه بإسم الدين الأكسجين ويتضح هذا الدين بمعدل تنفس أعلى من العادى عند عودة الحشرة للتنفس الهوائى . خلال فترات توقف الحشرة عن الطيران يد معدل أستهلاك الأكسجين إلى معدل الراحة العادى لفترة قصيرة . بينما تتأكسد نواتج تحلل الجليكوجين (تعويه دين الأكسجين) (شكل ٣-٣)



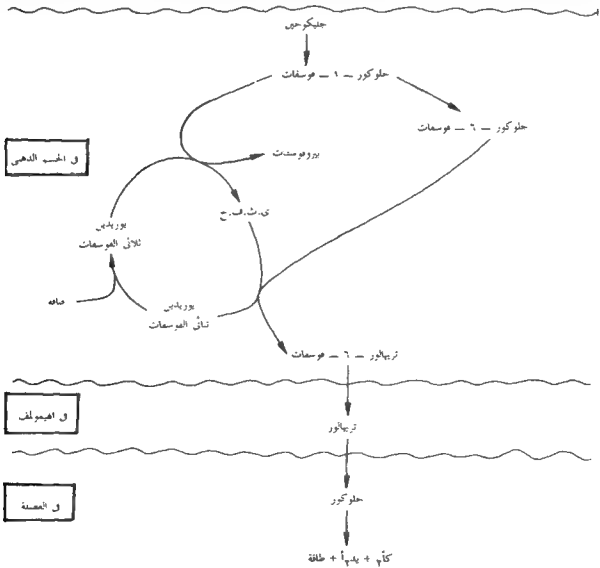
شكل (٣ - ٣) : أستهلاك الأكسجين في الجراد من جنس *Schistocerca* عند الراحة وأثناء الطيران ويظهر أستهلاك الأكسجين بكمية كبيرة في الطيران ثم الصوي بعد ذلك .

٣ - ٤ الأيض الوسطى Intermediate metabolism

يتضمن الأيض الوسطى جميع التفاعلات الخلوية التي لا ترتبط مباشرة بتحرير الطاقة . وتتعلق هذه التفاعلات تكوين افرازات خاصة وتحليل وهدم مكونات خلوية . وسوف نتأقش أكثر هذه العمليات معرفة فقط فيما يل .

٤ - ١ أبيض المواد النشوية

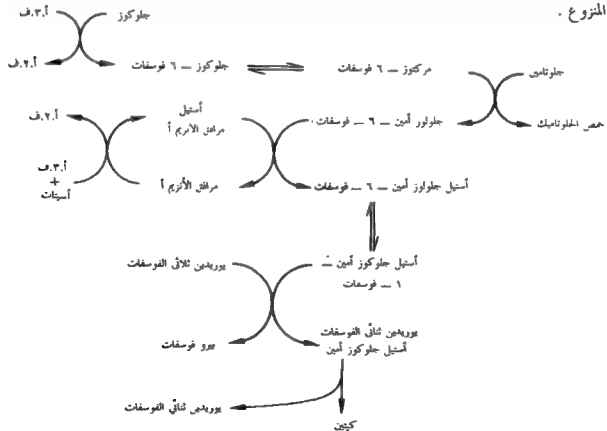
التريبالوز : ينتشر التريبالوز انتشارا واسعا في معظم الحشرات ويوجد عادة بكميات مناسبة في الهيمولف ومنه يكن تخزين المادة النشوية في شكل مناسب . يستعمل التريبالوز كمصدر للطاقة أثناء الطيران وأثناء التحول وفي فترات التجويع . في الجراد الصحراوي يخلق هذا السكر في الجسم الدهني من الجلوكوز ويطء شديد من السكريات الأخرى . ويتضمن الطريق المحتمل لتخليقه مادة يوريدين ثنائي فوسفات الجلوكوز (ي.ث.ف.ج أو UDPG) .



وتعتبر هذه العملية مُكثِّفة للحشرة لأنها تتضمن الاستفادة من الطاقة في عملية تخليق ي.ث.ف.ج وعلى ذلك يجب أن يكون للتريبالوز مميزات اختيارية من وجهات نظر أخرى ليصبح المادة النشوية الأساسية . ومن أحد المميزات أن التريبالوز يعتبر مادة غير محبة للتفاعلات الحيوية نسبياً وبالتالي يمكن تخزينه بتركيزات عالية في الهيمولف ، كما يتم تخليقه داخل الجسم بسرعة كبيرة جداً ، فقد وجد في حشرة *Phormia* أن ٥٠٪ من سكر الجلوكوز المشع المحقون في الحشرة يتحول إلى سكر تريبالوز في خلال دقيقتين فقط .

لا يقدر سكر التريبالوز على النفاذ في العضلة ولكنه يتحلل بفعل إنزيم التريبالاز إلى جلوكوز الذى يمكن بعد ذلك الاستفادة منه . ويوجد إنزيم التريبالاز في الدهن وفي جدار القناة الهضمية وفي العضلات وفي الهيمولف (تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ — ج ، كليبي Kilby عام ١٩٦٣) .

الكيتين : هو أحد المكونات الأساسية لجليد الحشرات ويتكون من وحدات متكافئة من أستيل جلوكوز أمين المشكله مع بعضها بالتيلمر . ففي الجراد الصحرولى يتكون الكيتين أثناء وبعد الأنسلاخ مباشرة من المخزون الكربوهيدراتى في الحشرة ومعظمة سكر التريبالوز . يتضمن تخليق الكيتين وجود يوريدين ثلاثى الفوسفات الذى يؤدى إلى تكوين يوريدين ثنائى الفوسفات أستيل جلوكوزأمين ويتلو ذلك عملية تكافئ للجزئيات ليتكون الكيتين (كاندى ، كليبي Candy & Kilby عام ١٩٦٢) . تُهضم معظم مكونات الجليد بواسطة سائل الانسلاخ ويعاد امتصاصها داخل الحشرة عند أنسلاخها . والمادة الكربوهيدراتية الموجودة في الجليد القديم هي المادة التى يُعاد تكوينها ويُعاد استعمالها في الجليد الجديد وبالتالي تتخلص الحشرة من القديمة ضمن مكونات الجليد المنزوع .



النشا الحيواني (الجليكوجين) : الجليكوجين من السكريات العديدة ويعتبر المخزون الهام في بعض الحشرات مثل الدروسوفيلا حيث تحدث تراكبات منه في الجسم الدهني ودبوسى الأتزان وعضلات الطيران وخلايا الدمى لأوسط . يتكون الجليكوجين من الجلوكوز ويحتمل أن يتم ذلك بطريقتين : بواسطة الفسفرة ثم يتولها تكاثف جزئيات الجلوكوز أو بواسطة الطريقة المتضمنة يوردين ثنائى فوسفات الجلوكوز كما هو الحال في تكوين البريلاوز .

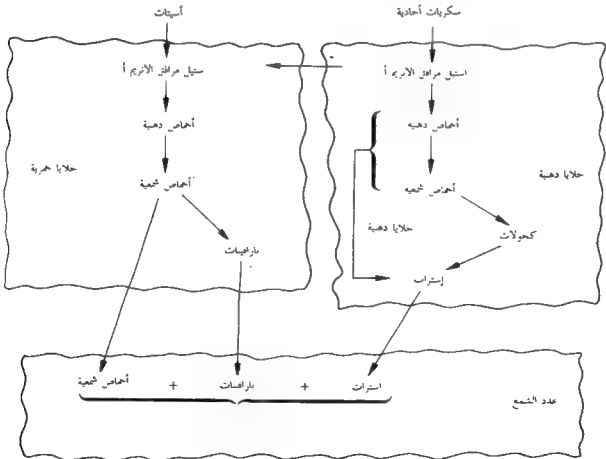
٣ - ٤ - ٢ الدهون

الجليسريدات الثلاثية والأحماض الدهنية : الدهون هي أكثر أنواع الطعام تخزيناً في جسم الحشرة ويحدث ذلك عادة على هيئة جليسيريدات ثلاثية والتي فيها يصاحب الأحماض الدهنية الجليسرول :

وتكون الأحماض الدهنية المصاحبة في الجليسيريدات الثلاثية عادة أحماض طويلة السلسلة مشبعة وغير مشبعة ، ويعتمد درجة التشبع على نوع الدهون الموجودة ضمن مكونات الطعام وعلى درجة الحرارة التي عُدت عندها عملية التخليق داخل الجسم . وأكثر الأحماض الدهنية المشبعة انتشارا هما حمض البالميتيك وستاريك بينما أكثر الأحماض غير المشبعة شيوعا هو حمض الأوليك الذي يحتوى على رابطة مزدوجة في الوضع ٩ وحمض الليونيك الذي يحتوى على روابط مزدوجة في الأوضاع ٩ ، ١٢ ، ١٥ .

يحدث تخليق للأحماض الدهنية في الجسم الدهنى وفي مكان آخر من الأحماض الأمينية والسكريات والأحماض الدهنية الأكثر بساطة . أما عند تخليقها من الأستات فإنه يلزم أ.٣.ف ، مرافق الإنزيم أ ، ثاى أكسيد الكربون ، ن.أ.ث ومن الممكن أيضا أحد مركبات دورة حمض الستريك مثل حمض الفاكيتوجلووتاريك . وبإعادة عمليات تكاثف الحزيميات تبنى الأحماض الدهنية طويلة السلسلة (أنظر كيلبى Kilby عام ١٩٦٣) . في حشرة Eurycotis يمكن تخليق وإنتاج أحماض دهنية مشبعة بأى عدد بتكاثف وحدتين كربونيتين ، ثم تفقد هذه الأحماض تشبعها وتعطى في النهاية أحماض دهنية غير مشبعة وبذلك يمكن تحويل حمض أوليك .

تعمل الأحماض الدهنية كمخزن للطاقة داخل الجسم ويمكن أن تستخدم خلال فترات التجويع أو (كما الجراد الصحراوى) خلال نشاط الطيران الطويل . بعد التحلل إلى مرافق الانزيم أ ، يمكن للأحماض الدهنية أن تدخل دورة حمض الستريك ، ومن المحتمل أن تحدث تحركات هذه المركبات بعيدا عن الجسم الدهنى . وقد لوحظ أن نشاط انزيم الليباز يكون عاليا في الجسم الدهنى مما يدعو إلى الاعتقاد أن الأحماض الدهنية تتحلل في البداية إلى جليسرول ثم يحدث لها فسفرة لتكوّن جليسرول فوسفات التى تنقل بهذه الصورة لعضلات الطيران حيث تستكمل عملية التحول إلى أستيل مرافق الانزيم أ .



الشموع : توجد كميات صغيرة من الشمع في جليد معظم الحشرات حيث يشكل هذا الشمع الطبقة المقاومة للماء . وقد توجد كميات أكبر من الشمع في الحشرات التابعة لعائلة Coccidae التي تكسو نفسها ويضنها بشرائط أو الواح من الشمع وفي نخل العسل حيث يبنى عيونه السداسية من الشمع .

والشموع الطبيعية عادة عبارة عن مخاليط من أعداد كبيرة من المركبات ، وتختلف هذه المخاليط في تركيبها حيث تُشكّل غالبيتها من كمحولات طويلة السلسلة وأحماض أو استراتها وبارافينات طويلة السلسلة . فمثلا يتكون شمع نخل العسل من ١٢٪ بارافينات ، ٧٢٪ إسترات ، ١٣٪ أحماض طويلة السلسلة حرة .

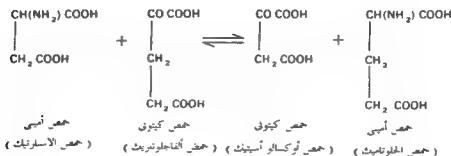
تلعب الخلايا الدهنية والخلايا الخمرية دورا عظيما في تخليق شمع نخل العسل ، وتبدأ هذه العملية في الجسم الدهنى ثم تمر إلى الخلايا الخمرية ثم تنتقل بعد ذلك إلى غدد الشمع في البطن ويقترح بيك (Pick) عام ١٩٦٤ الشكل التخطيطي التالى الذى يبين تخليق الاسترات الناعمة من الخلايا الدهنية والأحماض الشمعية والبارافينات بواسطة الخلايا الخمرية .

تعلق الخلايا الخمرية بعملية أيض البروتين الدهنى الذى يستعمل في تكوين الجليد .

الدهون الأخرى : توجد في الحشرات دهون أخرى مثل الفوسفوليبيدات التي تتكون من دهون تحتوى على فوسفور والاسترويدات وهى مركبات حلقة معقدة توجد إما على هيئة استروولات حرة أو استرات الإسترول (والش Walsh عام ١٩٦١) . وتعتبر الاستروولات مكونات غذائية ضرورية إذ من الممكن أن تكون بعض هرمونات الحشرات من الإسترويدات .

٣ - ٤ - ٣ أيض الأحماض الأمينية والبروتين

الأحماض الأمينية : يحدث تخليق الأحماض الأمينية في الجسم الدهنى . فمثلا في الجراد الصحراوى يتحد الكربون (الناتج من الاستينات) في الجلوتامات والبرولين والاسبراتات والألايين ويحدث ذلك في الجسم الدهنى (كليمنتس Clements عام ١٩٥٩) وهذه الأحماض الأمينية تقابل الأحماض الكيتونية التي تحدث في دورة حمض الستريك (مثل الجلوتاميك بالكتوجلوتاريك والاسبارتيك بالأوكسالو أستيك) ويمكن أن تُشتق من الأحماض الكيتونية عن طريق عملية نقل محاميع الأمين . ويرى البعض أن المركبات الوسيطة لدورة حمض الستريك تُشكّل الهياكل الكربونية لهذه الأحماض الأمينية .

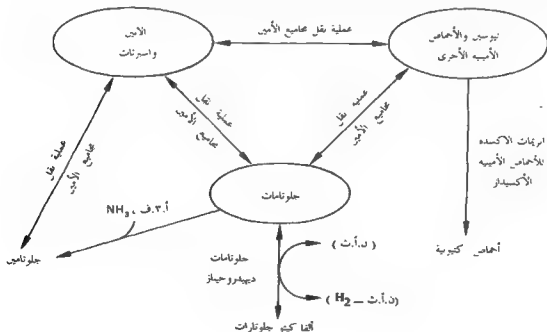


وعملية نقل مجاميع الأمين Transamination هي عملية نقل مجاميع الأمين من حمض أميني لحمض ديتروني بدون تكوين وسطى للأومونيا وينتج عن ذلك تكوين حمض أميني جديد ويتم ذلك في أنسجة مختلفة .

تحتوي أنسجة الحشرات على كثير من الأنزيمات التي تعمل على نقل مجاميع الأمين (مجموعة الأنزيمات الترانس أميناز Transaminases). وفي دودة القز مثلاً يعرف ١٩ حمض أميني يعملوا كأمحاض مُعطية في تفاعلات نقل مجاميع الأمين. عملية التحول الخاصة بالجولومات - سيرينات تعتبر أكثر العمليات انتشاراً وأكثرها نشاطاً وتحدث في الحبل العصبي والعضلات وجدار القناة الهضمية وأنابيب مليجي والجسم الدهني. وقد وجد أن أعلى نشاط قد سُجِّل في أنابيب مليجي بينما أقل نشاط أو عدم وجود نشاط بالرة لعملية نقل مجاميع الأمين في الميمولف.

قد تنتج الأحماض الكيتونية (R-CO-COOH) مثل حمض البيروفيك وحمض الأوكسالوأسيتك في التفاعلات الخاصة بعمليات نقل مجاميع الأمين وكذلك بواسطة عملية إذالة مجاميع الأمين التأكسدية للأحماض الأمينية ويستخدم في ذلك مجموعة انزيمات الأوكسيداز الخاصة بالأحماض الأمينية وكذلك انزيم جلوتاميك ديهيدروجيناز. وقد تستعمل هذه الأحماض في تخليق الدهن أو كمواد تفاعل في دورة حمض الستريك. ففي الجراد الصحراوي يستعمل الجسم الدهني الجليسين والليوسين كمواد تفاعل تنفسية. ويعتقد البعض أن للجسم الدهني أهمية في نقل وإزالة مجاميع أمين الأحماض الأمينية وجعل هذه الأحماض في صورة صالحة لإجراء عمليات الأيض اللاحقة عليها في أنسجة أخرى (كليمنتس، عام ١٩٥٩).

تلعب الجلوكونات دوراً مركزياً في نقل النتروجين من مركب إلى آخر ، وتعتبر الأمونيا أهم المركبات ارتباطاً بالجلوكونات وبالإسبراتات عن ارتباطها بالأحماض الأمينية الأخرى . كما تستخدم الجلوكونات أيضاً في معظم عمليات التفاعلات النشطة لنقل مجاميع الأمين ولذلك فالجلوكونات تعمل على ارتباط النتروجين في النظام ثم توزيعه . ويمكن تلخيص التفاعلات العامة للأحماض الأمينية في الحشرات فيما يلي :



تخليق البروتين : الأحماض الأمينية هي الوحدات التي منها يتم تخليق بروتينات الجسم . وترتبط هذه الأحماض بروابط بيتيدية لتكوّن الببتيدات ، وترتبط الأخيرة سلاسل من الببتيدات العديدة التي تنتج في النهاية البروتينات .

بالقياس مع كائنات حية أخرى ، من المسلم به أن الحمض النووي الريبوزي (*RNA*) يعمل كعازلة لتخليق البروتين مع تحديد الموضوع الذي ترتبط فيه الأحماض الأمينية .

وغالبا ترتبط زيادة تخليق البروتين بزيادة في الحمض النووي الريبوزي . فمثلا في حشرة *Tenebrio* تكون النسبة بين حامضي النووى الريبوزي (*RNA*) والنووى الريبوزي منقوص الاكسجين (*DNA*) عالية عند بدايه طور العنقاء عندما تبدأ أنسجة الحشرة الكاملة في التكوين ، بعد ذلك تنخفض النسبة ولكنها ترتفع مرة أخرى قبيل خروج الحشرة الكاملة مباشرة عند تكوين جليد الحشرة الكاملة .

البروتين هو المركب الضروري في جميع خلايا الجسم وفي كثير من الافرازات الخاصة وعلى ذلك فإن تخليقه يجب أن يحدث في كثير من الخلايا ، فمثلا تنتج الخلايا الطلائية للمعى الأوسط الانزيمات الهاضمة كما يخرج م غدد الحرير حرشفية الأنجحة بروتينات الحرير ، بينما تنتج الخلايا الجسم الدهني بروتينات الهيمولف .

٣ - ٥ النواتج النهائية للأبيض الهدمي End products of catabolism

ينتج عن هدم المواد النشوية والدهنية نهائيا الماء وثنائي أكسيد الكربون ويمكن للماء أن يطرد خارج الجسم عن طريق أنابيب مليميحي بينما يُلفظ ثاني أكسيد الكربون للخارج عبر الجهاز القصى . أما هدم البروتين فإنه يؤدي إلى إنتاج الأمونيا بالإضافة إلى الماء وثنائي أكسيد الكربون . وحيث أن الأمونيا تعتبر سامة لخلايا الجسم فإنها يجب أن تُطرد من الجسم . وعادة لا تخرج الأمونيا في الحشرات على نفس الصورة ولكنها عادة تتحول إلى مادة أقل سميه هي حمض اليوريك الذي يحتاج إلى ماء أقل لإخراجه . ويمكن أن توجد نواتج نهائية أخرى لأبيض التروجين والتي قد تُشتق أولا تُشتق من حمض اليوريك .

حمض اليوريك : لتكوين حمض اليوريك قد يستغل الجلبيسين والجلوتامين والاسيرتات كمواد تفاعل ، كما يستخدم الفورمات وريبوز — ٥ فوسفات و ٣.أ.ف . ومن المحتمل أن يكون للجسم الدهني أهمية في تكوين هذا الحامض ولكن لا يعرف للان ما إذا كان هذا الجسم الدهني هو أهم مكان لتخليق هذا الحمض أم توجد أنسجة أخرى تُكوّنه .

ويشتق حمض اليوريك أيضا من أبيض البورينات مثل الأدنين والجوانين اللذان قد يتحررا أثناء هدم الحمض النووي .

أدينين — هيوآكسنتين — جوانين — حمض اليوريك

النواتج الأخرى : يتم أخراج الألاتونين (Allantoin) من الحشرات المائية كما يوجد أنزيم اليوريكاز (الذى ينتج الألاتونين حمض اليوريك) فى الحشرات التابعة لرتب مشتقمة وغمدية وحرشفية وثائية الأجنحة . وقد وجد أنه فى يرقة ذبابة *Lucilia* يتراكم حمض اليوريك فى أنسجتها بينما تُخرج الألاتونين والأمونيا .

حمض اليوريك ← يوريكاز الألاتونين ← الألتوباز ← حمض الألاتونيك الألتوبكاز ← يوريا + حمض حلاى - إكساليك

يوجد حمض الألاتونيك فى نواتج اخراج اليرقات والحشرات الكاملة التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ويرقات غشائية الأجنحة ويرقات غشائية الأجنحة ويشكل ٢.٠ - ٤.٠ ٪ من الوزن الرطب للبول بالمقارنة بموالى ١ - ٤٠ ٪ من حمض اليوريك . كما يشكل حمض اليوريك نسبة تصل إلى ٢٥ ٪ من الفضلات الإخراجية لأبيض العذارى التى تفرز عند خروج الحشرة الكاملة كمخلفات . ينتج حمض الألاتونين بفعل انزيم الألاتونيناز .

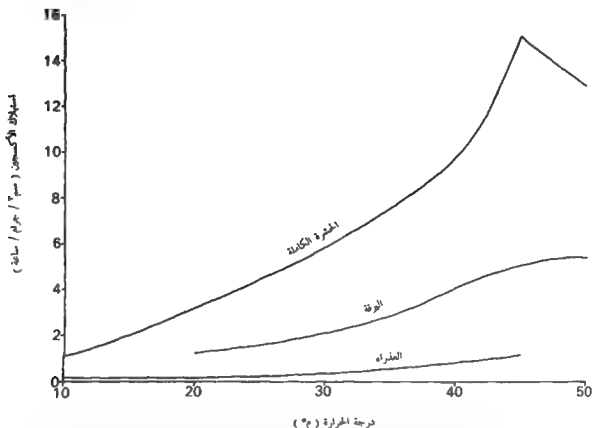
يوجد اليوريا بكميات صغيرة عادة فى بول الحشرات . وفى بعض الأحيان قد تُشتق مباشرة م الطعام كما فى حشرة *Rhodnius* ولكن فى معظم الأحوال يتم تكوينها بواسطة الحشرة نفسها . وليس من العادة وجود انزيم الألاتوبكاز الذى يُحوّل حمض الألاتونيك إلى يوريا . ففي الجراد الصحراوى وبعض الحشرات الأخرى توجد بعض الأدلة التى تشير إلى وجود دورة حمض الأورنيثين (جلمور Glimour عام ١٩٦١) كما فى الفقاريات ، ولكن ثبت أن هذه الدورة غير موجودة فى الحشرات التابعة لرتبة ثائية الأجنحة .

تخرج الأمونيا بكميات كبيرة من يرقات الحشرات المائية ولا تشتق من هدم اليوريا ولكنها قد تُحمل على شكل مرتبط إلى أعضاء الإخراج ثم تخرج داخل هذه الأعضاء بعد إجراء عملية نزع بجمع الأمين . وقد وجد فى يرقة ذبابة *Lucilia* أنزيم أدنينوزين دى أميناز ذو نشاط مرتفع فى القناة الهضمية وأنابيب مليمبجى .

٣ - ٦ معدل الأيض Metabolic rate

تختلف معدلات الأيض باختلاف نوع وحالة الحشرات . ويستعمل معدل استهلاك الأكسجين كمقياس للأيض . فى أثناء فترات الراحة للحشرات يكون استهلاك الأكسجين فى الحشرة الكاملة أكبر منه فى اليرقة لنفس النوع ، بينما يكون هذا الاستهلاك فى العذراء أقل من اليرقة والحشرة الكاملة (شكل ٣ - ٤) حتى فى الطور الواحد من الحشرة يختلف معدل استهلاك الأكسجين باختلاف العمر . فمثلا فى العذراء يكون استهلاك الأكسجين فى البداية عاليا ، ثم يهبط ، ثم يرتفع مرة أخرى قبل خروج الحشرة الكاملة (٣ - ٥) . ويظهر السكون فى الحشرات نفس السمات السابقة حيث يكون استهلاك الأكسجين عاليا خلال فترات التشكل ولكنه ينخفض خلال فترة السكون . وينتج النشاط عن الزيادة الحادة فى الأيض ، فأتاء راحة شغالات نحل العسل تستهلك الطاقة بمعدل ٩ كالورى / كجم / ساعة وترداد هذه القيمة أثناء الطيران لتصل إلى ٤٨ ضعف . وعادة يكون للحشرات الأكبر حجما معدلات أفضية أقل من الحشرات الأصغر فى الحجم .

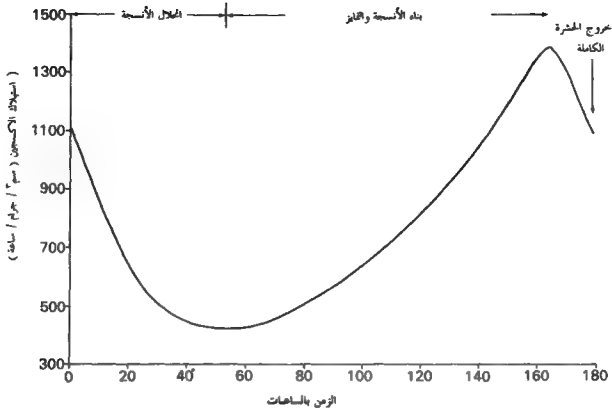
للعوامل الخارجية تأثير على الأيض مثل درجة الحرارة على وجه الخصوص ، حيث يزداد الأيض بارتفاع درجة حرارة إلى أن يصل إلى الحد الأقصى ثم ينخفض الأيض بحدة عند الحد الأعلى للدرجة الحرارة المحيطة (شكل ٣ - ٤) .



شكل (٣ - ٤) : إستهلاك الأكسجين في الوقعة والغراء والحشرة الكاملة للذبابة من النوع (*alliphora umitoria*) ويظهر زيادة الإستهلاك بارتفاع درجة الحرارة . ويلاحظ في الحشرة الكاملة الانخفاض الفجائي في الإستهلاك عند وصول درجة الحرارة الى الحد الميت .

يختلف معدل التنفس (RQ) ($\frac{CO_2 \text{ المفقود من الخمسة}}{O_2 \text{ الذي يدخل الخمسة}}$) باختلاف نوع المادة التي سيحدث لها عملية

الأكسدة . فإذا تأكسدت المادة تأكسدا كاملا فإن أيض المواد النشوية يرتبط بمعامل تنفس مقداره واحد صحيح . بينما يرتبط أيض المواد الدهنية بمعامل تنفس يساوى ٠.٧ . وقد وجد أن للصرصور المنزلي معامل تنفس يساوى الواحد الصحيح ولكن بعد عدة أيام من تجويعه ينخفض هذا المعامل إلى ٠.٧ ، لأنه يستعمل الدهون المخزنة بداخله في إنتاج الطاقة أثناء التجويع . ويقدر معامل التنفس لحشرة الدروسوفيليا أثناء الطيران بواحد صحيح وفي الجراد الصحراوي ٠.٧ . وهذا يبين أن الحشرة الأولى تستخدم المادة النشوية بينما تستخدم الحشرة الثانية المادة الدهنية .



شكل (٣ - ٥) : استهلاك الأكسجين في عذراء دودة الشمع *Galleria* — لا تظهر كل الحشرات الكاملة مباشرة (من ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

٣ - ٧ التحكم في الأيض Control of metabolism

في كثير من الأمثلة وجد أن التحكم في أبيض الخلية يكون هرمونيا ، لذلك تعرف الهرمونات على أنها المتحكمات في النمو والهايز ، وفي دكانة الجليد وتطور الغدد الجنسية ، وفي معدل نبض القلب ، وفي تكوين البول وفي تنظيم احتياجات الطاقة داخل الجسم ، وفي نشاط الجهاز العصبي المركزي . وغير معروف المكان الذي تؤثر عليه الهرمونات ، ولكن من الممكن أن تؤثر الهرمونات مباشرة على نواة الخلية فتسبب نشاط أو تثبيط نشاط بعض الجينات .

داخل الخلية ينتج بعض التنظيم من المكونات الخلوية نفسها حيث توجد مكونات تعمل بمعزل عن الأخرى ، فيحدث جزء من الدورة التنفسية في السيتوبلازم وجزء آخر في الجسيمات الكوندرية وتكون الانزيمات ومواد التفاعل المستخدمة منعزلة بعضها عن بعض . ويتم تنظيم معدلات التفاعل الإنزيمى بواسطة مادة التفاعل المتاحة أو بمراقب الإنزيم وبواسطة تراكب نواتج النشاط الإنزيمى . فمثلا يتم تثبيط عملية أكسدة مادة ألفاجليسروفوسفات في

لحسيمات الكوندرية بتراكم مُنتَج الأكسدة المسمى ثنائي أيدروكسي أسيتون فوسفات ويصبح من الممكن تقديره عندما تصل النسبة تركيز مادة التفاعل إلى ٣٠ (جلمور Gilmour عام ١٩٦٥) . ويمكن أن يُحدّد تركيز المادة الناتجة من التفاعل

هذا التفاعل بواسطة نشاط الإنزيم ألفا جليسيروفوسفات ديهيدروجيناز . ويُعتقد أنه أثناء راحة عضلات الطيران يُبطئ هذا الإنزيم وبالتالي تحدث الأكسدة من خلال دورة حمض الستريك . أما أثناء الطيران فيزال التثبيط بواسطة كانيونات ثنائية التكافؤ التي تُحرر أثناء التنبيه العصبي للعضلات مما يؤدي إلى الأكسدة السريعة لمركب هاجليسيروفوسفات ويتحول إلى ثنائي أيدروكسي أسيتون فوسفات ، وهنا تصبح دورة حمض الستريك طريقاً يعانى . مُستقبل الفوسفات أ.٢.ف يؤثر على الأيض التأكسدي في الحيوانات الأخرى بأن يجعله أما محدوداً أو نشطه تماماً ولكن لا ينطبق ذلك على الحشرات حيث اثبتت التجارب العملية أن إضافة أ.٢.ف لا يسبب دائماً زيادة معدل الأكسدة (ساكتور Sacktor عام ١٩٦٥) .

الفصل الرابع التلوين COLOURATION

تلعب بعض المواد الملونة دورا حيويا في العمليات الأيضية ، وإنتاج هذه الملونات يرتبط دائما بعمليات أخرى في الجسم .

توجد عدة مجاميع من المواد الملونة وهى مسؤولة عن كثير من الألوان في الحشرات . أما معظم الألوان البيضاء والزرقاء والمعدنية فإنها تنتج عن التركيب الفيزيائي لسطح الجليد ولا دخل للمواد الملونة في تكوينها .

يحدث التغير العكسي في اللون لفترة قصيرة (الناتج عن حركة المواد الملونة) في قليل من الحشرات ، ولكن من الشائع حدوث تغيرات طويلة الأجل في اللون نتيجة ترسيب الحبيبات الملونة ، وتحدث الحالة الأخيرة عادة لتجانس وتماثل لون الحشرة مع لون البيئة المحيطة بها . وهنا يلاحظ أنه إذا اختلف لون البيئة المحيطة بالحشرة وأصبح اللون الجديد ثابتا يحدث اختلاف في لون الحشرة بما يتناسب مع لون البيئة الجديدة .

ويظهر لون كثير من الحشرات ليخفيها عن المفترسات التي تمهد حياتها . ولبعض الحشرات الأخرى علامات على سطح الجسم لتخيف بها المفترسات ، أو يكون لها تلوين واضح يرتبط بمظهر كرهه حتى أن المفترسات عندما تتعرف عليها تهرب منها وتتحاشاها . أما أنواع الحشرات المختلفة التي يمكنها أن تظهر نفسها بمظهر كرهه أو لا يمكنها ذلك فإنها قد يكون لها نفس تلوين الحشرات ذات المظهر الكرهه وبذلك تخفى نفسها من المفترسات حيث لا تفرق الأخيرة بينهما .

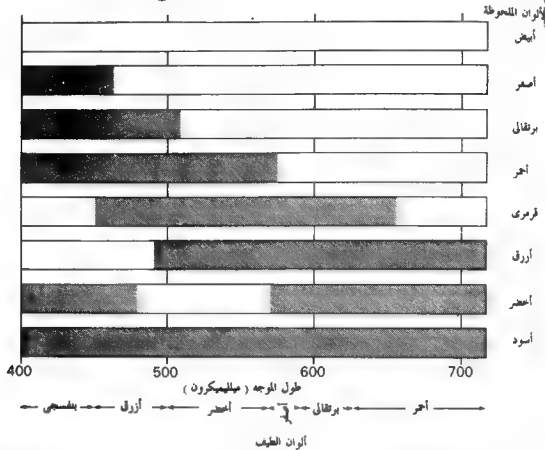
يعتبر اللون هاما في تمييز أفراد النوع الواحد وفي بعض الأحيان تُخزن النواتج الإخراجية على هيئة ملونات .

٤ - ١ طبيعة اللون The nature of colour

ينتج اللون من الضوء الأبيض عند التخلص من بعض أطوال الموجات فيه عن طريق الامتصاص عادة وبأق أطوال الموجات تنعكس أو تنفذ . وتُحدّد أطوال الموجات المنعكسة أو النافذة اللون الذي يُرى (شكل ٤ - ١) فإذا انعكست جميع أطوال الموجات بالتساوى فإن السطح المنعكس يظهر باللون الأبيض أما إذا اقتصرت جميع أطوال الموجات فإن اللون يصبح أسودا .

يحدث الانعكاس المختلف للضوء لإنتاج الألوان بطريقتين هما : الطبيعة الفيزيائية للسطح قد تتسبب في انعكاس بعض أطوال الموجات أو قد يتواجد على هذا السطح بعض المواد الملونة ، ونتيجة التركيب الجزيئي لهذه المواد فإنها

إص بعض أطوال الموجات وتعكس الباقي . والألوان الناتجة عن الطبيعة الفيزيائية للسطح تسمى الألوان الفيزيائية
الألوان التركيبية أما الألوان الناتجة عن وجود مواد ملوَّنة على السطح فتسمى الألوان الصبغية .



شكل ٤ - ١ : إنتاج اللون بإزالة بعض أطوال موجات من الضوء العادي (الأبيض) . أطوال الموجات المزالة تظهر باللون الداكن أما أطوال
موجات المنعكسة فظهر باللون الأبيض على الرسم (إزالة بعض أطوال الموجات تكون عن طريق انصافها (عن فوكس Fox عام ١٩٥٣) .

٤ - ٢ الألوان الفيزيائية Physical colours

تعتبر التراكيب الموجودة على السطح هي المسؤولة أساسا عن إنتاج الألوان البيضاء والزرقاء والقرمزية وتنتج
هذه الألوان عن طريق تشتت أو التبعثر أو التداخل أو الحيود (الوان الطيف) .

٢ - ١ التشتت

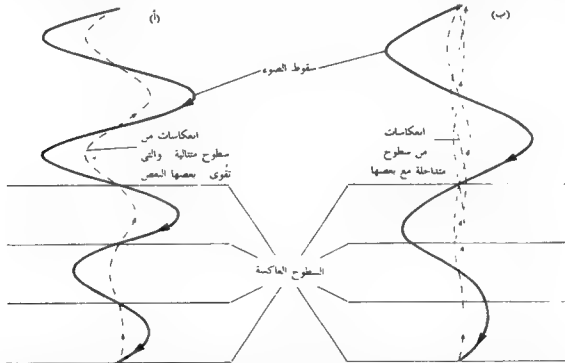
يتشتت الضوء المنعكس في جميع الاتجاهات بواسطة عدم انتظام السطح العاكس أو بواسطة الحبيبات الموجودة
مداخل هذا السطح . فإذا كان عدم الانتظام كبيرا أو كانت الحبيبات كبيرة بالنسبة لطول موجة الضوء فإن كل
لضوء منعكس ويظهر السطح باللون الأبيض . وتنتج كل الألوان البيضاء في الحشرات بهذه الطريقة ولو أن
لصحات البيضاء قد تتواجد أيضا . تنتج الألوان البيضاء المت (المت هو خليط معدني من نحاس وورصاص
نيكل) بواسطة تشتت الضوء في كل الاتجاهات ، وفي الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة مثل تلك التي
تبع عائلة Pieridae ينتج ذلك من التجميعات الطولية العميقة ومن التخطيطات الدقيقة غير المنظمة على سطح

الحراشيف . تنتج الألوان البيضاء اللؤلؤية (مثل التي توجد على حشرة *Argynius* من حرشية الأجنحة) بواسطة التشتت من عدد من الصفائح الرقيقة المتداخلة والمنفصلة عن بعضها بواسطة مسافات هوائية . وفي أُنَى دقيقات تكون هذه الصفائح هي الرقائق العليا والسفلى للحراشيف المتداخلة (ماسون Mason عام ١٩٢٦) .

إذا كانت الحبيبات القريبة من السطح صغيرة جداً ولها أبعاد تشابه أطوال موجات الضوء الأزرق (٠.٤ ميكرون أو أقل) ، فإن الموجات القصيرة الزرقاء تنعكس بينما أطوال الموجات الأكبر لا تنعكس وبالتالي يظهر اللون أزرقاً أو أخضر ، ويعتمد في تأثيره على طبقة امتصاص مكونة من صبغات داكنة توجد تحت الحبيبات الدقيقة . وفي غياب هذه الطبقة يُحجب اللون الأزرق بواسطة الضوء المنعكس من البيئة المحيطة . ويبدو أن الألوان الزرقاء السابت الكلام عنها تظهر نادراً في الحشرات ، ولكن اللون الأزرق للرعاشات يمكن أن يُنتج بهذه الطريقة

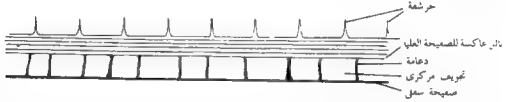
٤ - ٢ - ٢ التداخل

ينتج تداخل الألوان من انعكاس الضوء على سلسلة من السطوح المكونة من طبقات متراكبة فوق بعضها ، ما انفصال هذه الطبقات عن بعضها بمسافات تتساوى مع أطوال موجات الضوء . ونتيجة لوجود هذه المسافات فإن بعض أطوال الموجات المنعكسة من السطوح المتتالية تُقوى وتُعزّز ، بينما تبطل وتتلأشى البعض الآخر من أطوال الموجات . وتكون النتيجة النهائية انعكاس بعض أطوال الموجات فقط وبذلك يظهر السطح ملوناً (شكراً ٤ - ٢) . ويعتمد طول الموجة للون المنعكس على معامل الانكسار (Refractive index) للمادة والمسافة بين



شكل (٤ - ٢) : رسم تخطيطي يبين إنتاج اللون بواسطة التداخل . عند كل سطح من السطوح العاكسة ينعكس بعض الضوء بينما يعمل البعض الآخر إلى أقل كثافة ضوئية . ويوضح الشكل وجود مكونين للضوء الأبيض الساقط . طول الموجة للمكون الأول (أ) يشكل علاقة بسيطة للمسافة بين السطوح العاكسة وبالتالي فإن انعكاساتها من هذه السطوح تقوى بعضها البعض . والمكون الثاني (ب) يكون له أطوال موجات غير مرتبطة بالمسافة بين السطوح وبالتالي فإن انعكاساتها تتداخل مع بعضها (عن ريتشاردز Richards عام ١٩٥١) .

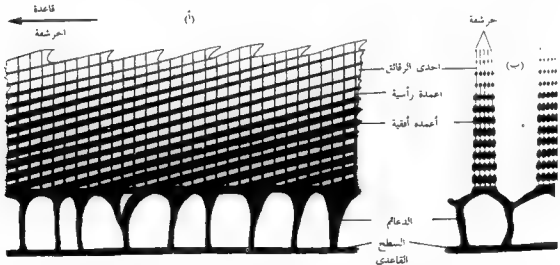
سطوح المنعكسة . رؤية السطح من زاوية مائلة يرادف اختزال المسافة بين الطبقات المتتالية وبالتالي يتغير اللون في ما قبل عدد كلما أصبحت الزاوية المنظورة أكثر ميلا (سلسلة نيوتون Newton's series) ويسمى التغير في لون مع الراوية المنظورة باسم التفرُّخُ ويعتبر صفة للألوان المتداخلة (ماسون Mason أعوام ١٩٢٣ ، ١٩٢٧ — ، ١٩٢٧ — ب) . ويزداد سطوع اللون المنعكس بزيادة عدد السطوح العاكسة .
تشيع الألوان المتداخلة في الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة وهى تنتج من الحراشيف . ففي حشرة *Uranis* تكون الحراشيف المتفرجة مجوفة ولها صفيحة عليها مكونة من ٥ — ١٠ رقائط حيث تُنتج اللون بواسطة تداخل (شكل ٤ — ٣) .



شكل (٤ — ٣): رسم تخطيطي لقطاع عرضي في حرفشة حشرة *Uranis* (عن ماسون Mason عام ١٩٢٧) .

وعند النظر من أعلى مباشرة تظهر الحراشيف المختلفة باللون الأخضر أو الأزرق أو الأرجواني المائل للحمرة يعتمد ذلك على المسافة بين الرقائط ، ويعتبر اللون إلى الأرجواني والبرتقالي والأخضر المائل للصفرة عند النظر خيل . أما في حشرة *Lycaena* فينتج التفرخ بواسطة الصفيحة السفلى للحراشيف التى تُرى من خلال السطح العلوى على هيئة شبكة (ماسون Mason عام ١٩٢٧ — أ) .

ينتج اللون الأزرق لحشرة *Morpho* (من رتبة حرشفية الأجنحة) من الأنواع المختلفة للحراشيف التى تتكون من صفيحة مفلطحة قاعدية تحمل عدد كبير من المراوح العمودية التى تسير موازية لطول الحراشيف على شكل حرف Y (شكل ٤ — ٤) .



شكل (٤ — ٤): رسم تخطيطي لنظر جانبي لجزء من حرفشة متفرجة في حشرة *Morpho* ، وقطاع عرضي لجزء من الحرفشة عن أندرسون ، ريتشاردز Anderson & Richards عام ١٩٤٧) .

تتكون كل مروحة من عدد من الرقائق النحيلة العمودية والمُدعّمة بواسطة سلسلة من الأعمدة (التغليفات) العمودية والأفقية المائلة . ويوجد حوالى اثني عشرة عموداً مظللاً يشغل الواحد حوالى ٠.١٩ ميكرون ، ويصبحوا أكثر غلظة كلما اتجهوا إلى قاعدة المروحة . وتُشكل جميع الأعمدة الغليظة المحاورة للرقائق سلسلة من السطوح المنعكسة وفي النهاية يظهر اللون الأزرق نتيجة التأثيرات التداخلية (أندرسون ، ريتشاردز Anderson & Richards عام ١٩٤٢) .

تنتج الألوان المعدنية في كثير من الخنافس بواسطة طبقات في جليد الأجنحة الغمدية ، ويعتمد اللون السائد على المسافات بين هذه الطبقات . وينتج التأثير المعدني بواسطة طبقة مبطنة من المواد الصلبة . في الخنافس السلحفاية تنفصل الرقائق عن بعضها في الجليد بواسطة سائل أو مادة ذات محتوى مائى عالى . وفي الحالة العادية يكون لون هذه الخنافس أصفر نحاسي أو أخضر ولكن يتغير اللون عند تعرض الحشرة للجفاف ، ويرجع ذلك الى تغيرات في المسافات الموجودة بين الرقائق . ويحدث ذلك في الطبيعة إذا حدث حلل ما في الحشرة وهنا يتغير اللون من الذهبي إلى الأخضر إلى البنفسجي وأخيراً إلى البرتقال المائل للبنى وذلك في مدة تقل عن دقيقة واحدة . وبعد فترة وجيزة يمكن عودة اللون الأصلي .

ويرجع التقزح في الأجنحة الغشائية إلى الانعكاس من السطوح المكونة من سلسلة من الطبقات الجليدية والتي تبلغ سمك الواحدة ٠.٢ ميكرون .

٤ - ٢ - ٣ الحبيود (الوان الطيف)

وجود سلسلة من الأحاديث الدقيقة أو التواءات المنفصلة عن بعضها بمسافات تماثل طول الموجه الضوئية سوف تعمل على تحليل الضوء الأبيض إلى مكوناته من الوان الطيف ، ويسمى ذلك بالحبيود . والوان الطيف بادرة في الحشرات ، ولكن لخنفساء *Serica* تخطيطات عرضية على الأجنحة الغمدية على مسافة ٠.٨ ميكرون بين الخط والأخر مكونة شبكة حيودية . وعند انتشار الضوء تظهر الخنفساء باللون البنى ولكن عند النظر إليها على طول محورها من خلال أشعة ضوئية ضيقة فإن هذه الشبكة تُنتج الوان متقزحة .

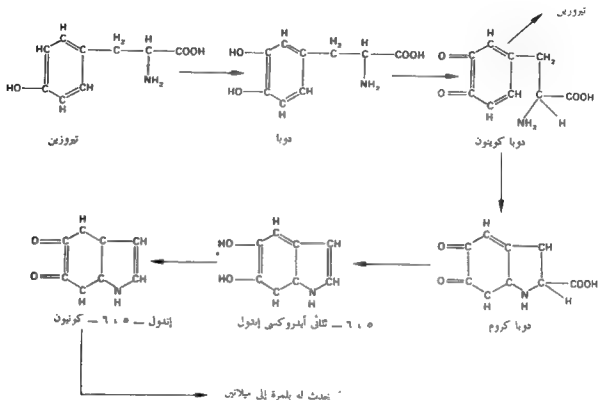
٤ - ٣ الألوان الصبغية Pigmentary colours

تنتج الألوان الصبغية من التركيب الجزيئى لبعض المركبات وأهم هذه المركبات التي تنتج اللون هي تلك التي تحتوي على روابط مزدوجة : $C = C$ ، $C = O$ ، $C = N$ ، $N = N$ وعدد وترتيب هذه المجماع لها درجة كبيرة من الأهمية . فمثلاً فمثلاً وجود NH_2 ، Cl — كمجاميع طرفية تغير منطقة الامتصاص لمركب معين حيث تعمل على امتصاص الموجات الطويلة ويسمى الجزء الذى يُنتج اللون باسم حامل اللون Chromophore الذى عادة يرتبط بجزء بروتين مكونا بروتين لوني (كروموبروتين) .

٤ - ٣ - ١ الجليد البنى والأسود

يرجع اللون الأسود أو البنى في جليد معظم الحشرات إلى توزيعات صبغة الميلانين ، ولكن إذا حُدّد الميلانين بمركبات تتكون من حلقات إندول متبلّرة لا تنطبق عليه هذه الحالة . تتضمن الجليد وجود روابط عرضية بين

جزئيات البروتين ويعضد هذه الروابط الكوينونات وينتج دكانة الجليد بعض الشيء . ولو أن الصلابة والدكانة قد لا تعتمد أحدهما على الأخرى وبالتالي فإن الجراد الصحراوي الأبيض (Albino) يكون جليده صلبا ولكن عديم اللون . وعندما تنسلخ الجراد من جنس *Locusta* فإن جليدها الجليد يصبح دكانا بعض الشيء قبل أن يتصلب . ويقترح بعض الباحثين أن الدكانة قد تتضمن بعض الترسيبات لصيغة الميلانين كما تتضمن أيضا إنتاج المادة البروتينية المسؤولة عن الصلابة (سكليروتين) ويتضمن تخليق الميلانين التيروزين ، دوبا — كوينون :



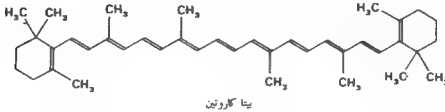
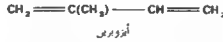
ومن الممكن أن يكون إنتاج الكوينونات بكميات كبيرة تفيض عن حاجة عملية التصلب ، وهنا تحدث عملية بلمرة للكوينونات الزائدة ليتكون الميلانين ، وهذه البلمرة يمكن أن تحدث حول الكوينونات التي تربط البروتينات وتظل لها صفات تعويضية أو استبدالية في هذه المواضع (كوتريل Cottrell عام ١٩٦٤) .

٤ - ٣ - ٢ أشباه الكاروتين

تعتبر أشباه الكاروتين هي أكبر المجموعات الصبغية وتلعب في الدهون ولا تخوى على تترتجين ، وتتكون من مشتقات الأيزوبرين (isoprene) :

أشباه الكاروتين لها منشأ نباتي ولا يتم تخليقها في الحشرات ويوجد منها مجموعتان : الكاروتينات كمجموعة ومشتقات الكاروتينات المتأكسدة مثل الإكسانثوفيلات كمجموعة أخرى . ويمكن للحشرة أن تحصل على

المجموعة الثانية في طعامها ولكن يمكن أيضا أن تنتجها الحشرة بداعلمها نتيجة تأكسد الكاروتين . تنتج الألوان الصفراء والبرتقالية والحمراء عادة من أشباه الكاروتين ويعتمد اللون على نوع المتبقيات النهائية للأيزوبرين وفيما إذا كانت تُكوّن حلقة مغلقة ودرجة من عدم التشبع أم لا .



ينتج اللون الأصفر للحوريات والحشرات الكاملة للجراد الصحراوي من بيتا كاروتين ، الذي يوجد أيضا في الأعضاء الداخلية وفي بعض افرازات الحشرات مثل الحرير المفروز من دودة القز والشمع المفروز من النحل .

يرجع اللون الأحمر في حشرات أبو العيد *Coccinella* (من رتبة غمدية الأجنحة) إلى ألفا وبيتا كاروتين مع الليكوبين (Lycopene) والمادة الأخيرة تُنتج اللون الأحمر في حشرة *Pyrrhocoris* (من متغيرات الأجنحة) . ينتج مركب أستاكسانثين *Astaxanthin* (من الاكسانثوفيلات) من الكاروتين الموجود بمجلىد الجراد الصحراوي ويساهم في تكوين اللون القرمزي في الحشرة الكاملة غير الناضجة ولو أن ذلك يرجع أساسا إلى الروبين الحشري (insectorubin) .

في الطاطات التابعة لجنس *Oedipoda* تنتج البروتينات المحتوية على أشباه الكاروتين الألوان الزرقاء والحمراء والصفراء في الأجنحة الخلفية للأنواع المختلفة .

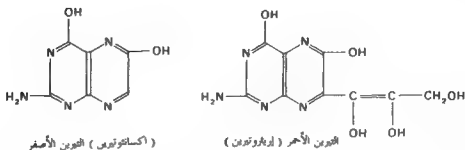
عندما تصاحب الصبغات الزرقاء (وهي عادة الميزوبيليفردين *Mesobiliverdin*) أشباه الكاروتين تنتج الألوان الخضراء . واللون الأخضر الناتج بهذه الطريقة يسمى أحيانا الفردين الحشري (*Insectoverdin*) . أما المُكوّن الأصفر في دم حشرة *Carausius* والجراد الصحراوي فيكون البيتاكاروتين ، بينما يكون الكاروتين مصحوبا بمركب أستاكسانثين في جدار جسم حوريات الجراد الصحراوي التي تعيش معيشة انفرادية ومركب الليوتين (وهو من الاكسانثوفيلات) في يرقة *Sphinx* (من رتبة حرشفية الأجنحة) .

وغير معروف للآن على وجه الدقة وظائف أشباه الكاروتين في الأبيض الخلوى ، ولكن كميات قليلة منه قد ترتبط بإنتاج الصبغات الملونة في شبكية العين .

٤ - ٣ - ٣ التيرينيات (التيريدينات)

التيرينيات *Pterines* التيرينيات هي مركبات تحتوى على التروجين وكلها لها نفس التركيب القاعدى ولكنها

لف في الجزء الطرفي المتصل بهذا التركيب (زيجلر — جوندلر Ziegler Gunder عام ١٩٥٦ ، زيجلر ، رتدر ، هارمسن Ziegler - Gunder & Harmsen عام ١٩٦٩ — فيسيولوجي الحشرات المتقدم الجزء مادس) .



يمكن تخليق التيرينات من البورينات ويعضد ذلك انخفاض تركيز حمض اليوريك في عنراء الدروسوفيليا عند ليق صبغات العين (تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ — ب) . ويستخدم أيضا الفلافين في تخليق التيرين .

عادة ينتج من التيرينات مركبات بيضاء (ليوكوبيرين Leucopterin) وصفراء (أكسانثوبيرين Xanthopteri) وحمراء (إريثروبتيرين Erythropterin) ويعتبر التيرين الأصفر هو أكثر التيرينات إنتشاراً . أما في التيرينات مثل التيرين الحيوي Bioppterin (الذي يتفلور في الضوء فوق البنفسجي) فإنه لا يظهر لونه في موء النهار .

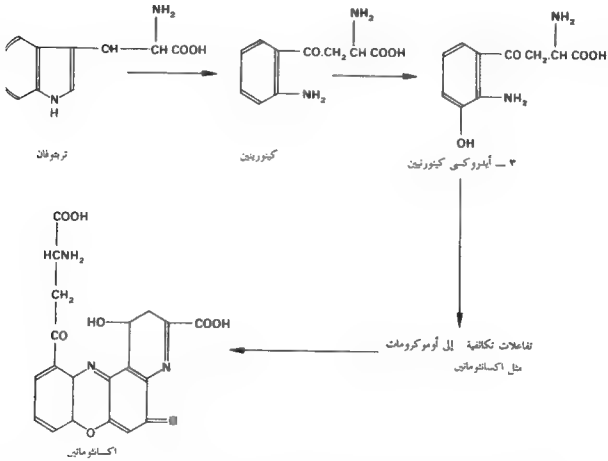
تعتبر التيرينات من الأصباغ الهامة في الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ، وينتشر الليوكوبيرين الأكسانثوبيرين في أجنحة أوى دقيقات من عائلة Pieridae حيث يكملا تركيب اللون الأبيض . في بعض أوى قيقات يرجع اللون الأصفر إلى التيرين الذهبي (الكريزوبيرين Chrysopterin) ويرجع لون الذكور الأكثر لمعانا إلى ارتفاع تركيز هذه المادة ، أما اللون الأحمر في أوى دقيق اليرتقالى Orange - tip فإنه يرجع إلى وجود التيرين الأحمر Erythropterin ، وتنتج الألوان الصفراء في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة من الحبيبات البللورية تيرين الموجودة في طبقة خلايا البشرة التى تغلف مساحات من النسيج غير النشط من الناحية الأيضية (شكل — ٥) .

تعتبر التيرينات أيضا من صبغات العين الهامة التى تحدث مع صبغات العين الأخرى (الأوموكرومات) في لخلايا الصبغية الإضافية التى تفصل العينات عن بعضها . ففي الدروسوفيليا أمكن عزل خمسة تيرينات من لعين : مركبان لونهما أصفر ويوجد مركب آخر أصفر يسمى أيزواكسانثوبيرين (isoxanthopterin) وله شعاعات ارجوانيه أما الاثنان الآخران فهما من التيرينات الحيوية ولهما اشعاعات زرقاء .

للتيرينات أهمية أيضا كعوامل مساعدة للانزيمات المرتبطة ويزداد ارتباط هذه المواد بصبغات العين الأوموكرومات) لأنها تعمل أيضا كعوامل مساعدة للانزيمات التى تساعد على تخليق صبغة العين الأوموكروم) . ويحتمل أن يكون الفيتامين المسمى حمض الفوليك أحد مشتقات التيرينات .

٤ - ٣ - ٤ صبغات العين (الأوموكرومات)

هذه الصبغات عبارة عن مجموعة من الصبغات المشتقة من الحمض الأميني تريبتوفان من خلال مركز كينورينين Kynurenine ومركب ٣ - إندوكسي كينورينين 3 - hydroxy kynurenine . وعن طريق تكاثف وتأكسد المركب الأخير تنتج صبغات العين أو الأوموكرومات .



تتزامن عملية التكاثف مع إنتاج دوبا كوينون من دوبا ويستخدم في ذلك نفس الأنزيم المستخدم في تكوين الميلانين . ويعمل الدوبا كوينون كمستقبل للإلكترونات ليحدث عملية التكاثف (جلمور Gilmour سنة ١٩٦٥) .

تنتشر صبغات العين (الأوموكرومات) انتشارا واسعا كصبغات محبة في الخلايا الإضافية للعيون وتعمل على عزل العينات عن بعضها .

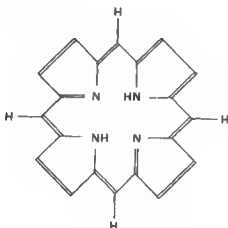
تنتج الألوان الصفراء والحمراء والبنية للجسم من الأوموكرومات . كما يرجع اللون القزنفى للحشرة الكام غير الناضجة للجراد الصحراوي إلى أوموكروم هو الروين الحشري Insetorubin الذى يتم تخليقه في جدار الجسم

ينخفض ببطء في كميته كلما تقدمت الحشرة في العمر. ويرجع اللون الأحمر للرعاشات ومن المحتمل أيضا لوان الحمراء والبيضاء للرعاشات من عائلة *Nymphalidae* إلى الأوموكرومات ، بينما في الرعاشات الزرقاء يدعم وموكروم البنى الداكن تكوين اللون المائل للزرقة .

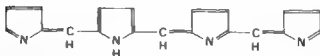
قد تنتج الأوموكرومات أثناء تحليل وهضم البروتينات حيث توجد في براز الجراد الجائع وفي السائل الذي يخرج القناة الهضمية عقب انسلاخ أى دقيقات وفي عيون الدروسوفيل ذات الطفرة القرمزية بعد التجويع . وعموما ، هناك نقص عادة في الأوموكرومات في هذه الطفرات .

٣ - ٥ البيرولات الرباعية

توجد مجموعتان أساسيتان من البيرولات الرباعية *Tetrapyrroles* هي : البورفيرينات والتي فيها تُشكل رولات حلقة .



والبيلات *bilins* التي تترتب على هيئة خط مستقيم البيرولات :



ويسمى البورفيرين ذو ذره حديد في مركزه باسم جزء الهيم (*Haem*) ، وهو يشكل أساس نوعين من مركبات الهامة أولهما السيتوكرومات وثانيهما الهيموجلوبين . وفي كلتا الحالتين يرتبط جزء الهيم بالبروتين .

تقدر جميع الحشرات على تخليق السيتوكرومات ذات الأهمية الضرورية في التنفس ، وتختلف السيتوكرومات (اختلاف أشكالها جميع الهيم . وعادة توجد السيتوكرومات بكميات قليلة فقط وبالتالي فإنها لا تُنتج الوانا ، ولكن عند وجودها بتركيزات عالية كما في عضلات الطيران فإنها تُنتج لونا بُيّا يميل إلى الإحمرار .

يوجد قليل جدا من الحشرات التي تعيش تحت ظروف الضغوط المنخفضة من الأكسجين والتي تحتوي على هيموجلوبين ، وهذه الحشرات تلون باللون الأحمر بواسطة صبغة تُرى من خلال الجلد الرقيق . في يرقات

الهاموش *Chironomus* (من رتبة ثنائية الأجنحة) يوجد الميموجلوين في محلول الدم بينما في يرار. *Gasterophilus* يوجد الميموجلوين في الجسم الدهنى . وللهموجلوين وظيفة تنفسية .

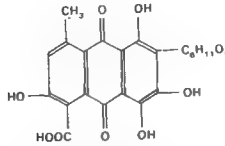
قد تنتج البيلينات (البليروين والبيلفردين) من انفتاح حلقات البورفيرينات نتيجة عمليات الأكسدة . وه الناحية النموذجية فإن لون البيلينات أزرق أو أخضر . في الهاموش تتراكم البيلينات من هيموجلوين اليرقة في الجسم الدهنى للحشرة الكاملة وتضفى على الذبابة حديثة الخروج من العذراء اللون الأخضر . وبالمثل في حشرة رودني *Rhodnius* حيث تصبح الخلايا حول القلبية Pericardial خضراء اللون ، ويرجع ذلك إلى تراكم البيلينات المشء من الميموجلوين المهضوم .

عادة يوجد الميزو بيلفردين مرتبطا بالبروتين ويشارك مع أشباه الكاروتين ذى اللون الأصفر ليتنج البر الأخضر المعروف في كثير من الحشرات .

٤ - ٣ - ٦ صبغات الكينون

تقع صبغات الكينون Quinone في مجموعتين : الأنثراكينونات (Anthraquinones) ، الأفيند (Aphins) .

تتكون الأنثراكينونات من تكائف ثلاث حلقات بنزين وثلاثة من الصبغات كل واحدة تتكون بواسطة حشرات مختلفة من عائلة Coccidae وهذه الصبغات لها أهمية لاستعمالها كصبغات تجارية . وأكثر الصبغات معر هي تلك التى بعد تنقيتها تسمى حمض الكارمينيك Carminic .



حمض الكارمينيك

توجد الصبغة المشتقة من الطعام النباتى *Opuntia copccinellifera* على هيئة كريات من البيض وفى الجسم الدهنى للأنتى وتشكل نسبة تصل إلى ٥٠٪ من وزن الجسم . أما الذكر فإنه يحتوى على نسبة أقل من هذه الصبغة .

الأفينات عبارة عن صبغات الكينون ولها نواة مكونة من سبعة حلقات بنزين متكيفة وتوجد فى هيمولف له بتركيزات عالية أحيانا وتسبب اللون القرمزى أو الأسود لجميع جسم الحشرة . وتوجد سلسلتان من الأفيند واحدة فى حشرات المن *Aphis* والثانية خاصة بالحشرات التابعة لجنس *Tuberolachnus* .

القسم الثاني

الصدر والحركة

The thorax and movement

الفصل الخامس حركة الأجنحة والتحكم فيها

MOVEMENT AND CONTROL OF THE WINGS

سبق أن تناولنا دراسة الأجنحة من حيث ظهورها وتركيبها وتحوّلاتها وتشابكها مع الصدر والعضلات المتصلة بها (أنظر الجزء الأول — الفصل العاشر — صفحات ١٣٨ — ١٥٤) ، كما تناولنا بالدراسة تركيب العضلات وطاقة الانقباض العضلي (أنظر الجزء الأول — الفصل الحادى عشر — صفحات ١٥٥ — ١٦١) . وفى هذا الفصل سوف نركز الدراسة على حركة الأجنحة والتحكم فيها .

تظهر الحشرات نتيجة ضربات أجنحتها لأعلى ولأسفل ، ويعرف فقط القليل من الأنواع الكبيرة التى تنزلق لأى مسافة خلال فترة ما بين ضربات الأجنحة . ولأن لا يعرف إلا القليل عن طيران الحشرات الصغيرة جدا وقد تختلف تماما عن الأساليب المعروفة عن طيران الحشرات (أنظر هوريدج Horridge عام ١٩٥٦ ، برينجل Pringle عام ١٩٥٧) .

تنتج بعض حركات الأجنحة من عضلات مرتبطة مباشرة بقاعدة الجناح ، ولكن تنتج الحركات الأخرى من العضلات الموجودة بالصدر والتي لا تتصل مباشرة بالأجنحة والمسماه بالعضلات غير المباشرة .

فى بعض الحشرات مثل تلك التى تتبع رتبة ثنائية الأجنحة تنتج جميع الحركات الجناحية من العضلات غير المباشرة ، ويساعد هذه الحركات مرونة مفاصل الجناح . ومن عضلات الطيران والصدر نفسه ومرونته تنتج ضربات الأجنحة التى تحدث بصورة تلقائية فى أوضاع عليا وسفلى بعد أن تكون العضلات قد جذبت هذه الأجنحة إلى الوضع الذى تكون فيه غير ثابتة .

يختلف التردد الذى يتميز به الأجنحة أثناء الطيران . ففى بعض الحشرات ذات التردد المنخفض لضربات الجناح ، تنتج كل دورة من سيال عصبي حيث تقع العضلات تحت تأثير المحاور العصبية . ويتأثر التذبذب الأساسي بمقدار الطاقة من أعضاء الحس المحيطية . فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة (والتي فيها يصل معدل اهتزاز الأجنحة إلى أعلى من ١٠٠ دورة فى الثانية) لا توجد علاقة مباشرة بين المنبهات العصبية والانقباض العضلي . ويحافظ التدفق المستمر للسيالات العصبية على بقاء العضلات فى حالة نشاط .

عادة ، عندما تلامس الحشرة الأرض فإن نشاط الخلايا العصبية المتحركة فى الطيران يتم تثبيطها ، وعندما يفقد الرسخ لمس الوسط الذى يقف عليه فإن هذا التثبيط يزول . أثناء الطيران تميل الحشرة إلى الانحراف عن مسارها المستقيم ولكن الميكانيكية الحسية المحيطية تقدر على تصحيح هذا الانحراف .

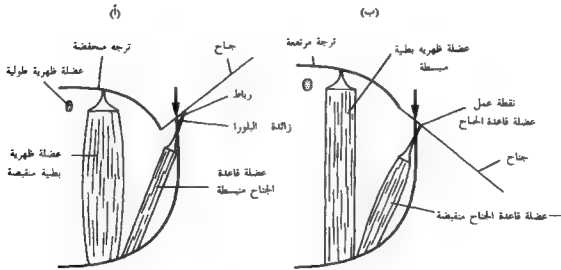
٥ - ١ حركات الأجنحة Movement of the wings

تنتج حركات الأجنحة لأعلى ولأسفل من العضلات الجناحية المباشرة وغير المباشرة ومن مرونة الصدر وقاعدة الجناح .

٥ - ١ - ١ الحركات الناجمة من العضلات

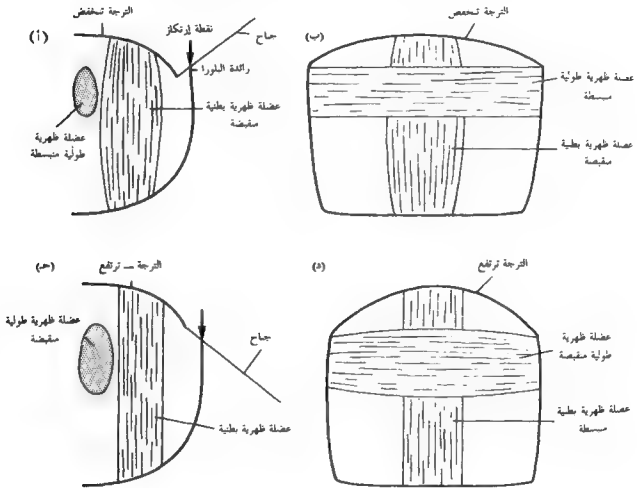
في جميع الحشرات تنتج حركة الجناح لأعلى من العضلات الظهرية البطنية غير المباشرة والمنقسمة في ترجة الحلقة التي تحمل الجناح . عند الانقباض تجذب هذه العضلات الترجه لأسفل حيث يتحرك نقطة تمفصل الجناح مع الصدر إلى أسفل . وهذا التأثير يعمل على حركة غشاء الجناح لأعلى مع زائلة البلورا حيث يعمل كنقطة لإرتكاز (شكل ٥ - ١ أ ، ٥ - ٢ أ) . ولا تكون العضلات المنتجة لهذه الحركة متجانسة دائما . في كثير من الحشرات تخرج هذه العضلات من الإسترنة أو من الحرقفات ، ولكن في بعض الحشرات مثل تلك التي تتبع عائلة Psyllidae تكون العضلات الترجية الاسترنية صغيرة ويحل محلها من الناحية الوظيفية العضلات الظهرية المائلة التي تعمل على رفع الجناح .

تنتج حركة الجناح لأسفل في الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات ولعائلة الصراصير من العضلات المباشرة التي تنغمس في الصليبة الجناحية القاعدية والصليبة تحت الجناحية وترتبط هذه العضلات مع الصليبات الإبطية بواسطة روابط Ligaments (أنظر شكل ٥ - ١) . ولذلك فإن انقباض هذه العضلات يمارس جهدا على الأجنحة خارج نقطة لإرتكاز الزائلة البلورية وبذلك تدفع الأجنحة لأسفل (شكل ٥ - ٢ ب) .



شكل (٥ - ١) : رسم تخطيطي بين قطاعاً عرضياً في الصدر وحركات الجناح في حشرة مثل الرعاش حيث تسبب عضلات الجناح المباشرة انقباض الأجنحة .

في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية وغشائية الأجنحة تنتج حركة الأجنحة لأسفل بواسطة العضلات الظهرية الطولية غير المباشرة . ولأن ظهر الحلقة الصدرية المجنحة يظهر على هيئة صفيحة غير متقطعة (بدون اتصالات عشائية) فإن انقباض العضلات الظهرية الطولية لا ينتج عنها حركات تلسكوبية للحلقات كما يحدث في البطن . وبدلاً من ذلك يصبح مركز الترجة منحنيًا لأعلى (شكل ٥ - ٢ د) ولذلك يتحرك التمثيل للترجى للجناح لأعلى أيضاً وينفتح غشاء الجناح لأسفل شكل (٥ - ٢ ج) . وفي نفس الوقت تصبح الزائدة الظهرية الأمامية والزائدة الظهرية الخلفية متقاربتين بسبب تمفصل الصفيحة الظهرية Scutellum مع الصفيحة الظهرية Scutum (أنظر شكل ٥ - ٥) وهذا يساعد أيضاً في حركة الجناح (برينجل عام ١٩٥٧) .



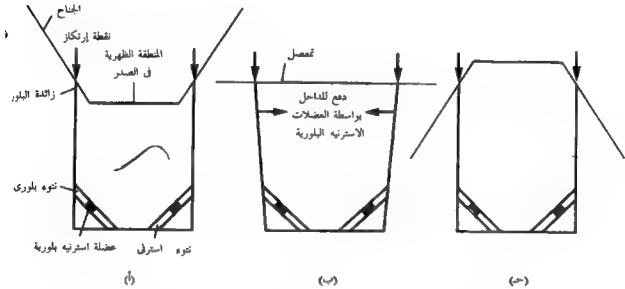
شكل (٥ - ٢) : رسم تخطيطي يبين حركات الأجنحة في حشرة مثل الذبابة والتي فيها تكون الحركة لأعلى ولأسفل للأجنحة عن طريق المحركات المباشرة ، (أ) ، (جـ) قطاعان عرضيان في الصدر ، (ب) ، (د) أشكال للحلقات المتصل بها أجسام من الداخل . لاحظ الدور الذي تقوم به العضلات الظهرية الطولية .

في الحشرات التابعة لرتبتي غمدية ومستقيمة الأجنحة تنتج حركة الجناح لأسفل بواسطة العضلات المباشرة وغير المباشرة ، وهاتان المجموعتان من العضلات تعملان معا .

يخرج عدد من العضلات الحركة للأجنحة من الحرقفة ، وهذه الأخيرة لها القدرة على الحركة . وعندما تتحرك هذه العضلات فإنه يمكن تحديد ما اذا كانت الأرجل أو الأجنحة هي التي ستأثر وذلك بواسطة وضع الزوائد ؛ فإذا كانت الأجنحة منطوية فإن العضلات تحرك الأرجل ولكن عند الطيران تتحرك الأجنحة فقط .

٥ - ١ - ٢ الحركة الناتجة عن المرونة

في الجراد الصحراوي (من رتبة مستقيمة الأجنحة) ومن المحتمل في حشرات أخرى تخزن كثير من الطاقة المستخدمة في البدء في الطيران كطاقة مرنة لاستعمالها في عملية الهبوط ، ذلك لأن قوى الديناميكية الهوائية الناتجة في هذا الوقت تعمل في نفس الاتجاه مع حركة الجناح وبالتالي تساعد على الحركة ، وتكون النتيجة أن العضلات يمكنها التغلب على قوى القصور الذاتي للجناح ومرونة قاعدة الجناح ، وتخزن حوالي ٨٦٪ من الطاقة الناتجة لإستعمالها في عملية الهبوط .

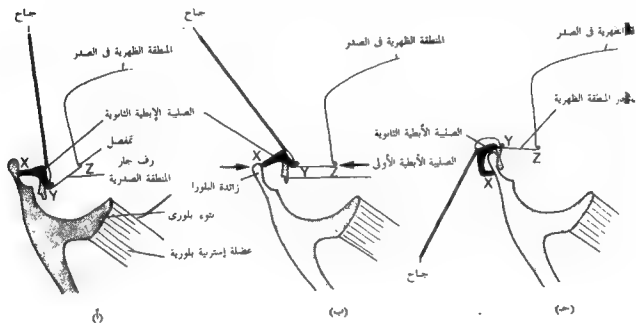


شكل (٥ - ٣) : شكل تمثيلي لقطع عرضي في صدر حشرة يوضح المراف الصدري الناتج عن حركة الجناح (أ) الجناح ثابت في الوضع العلوي ، (ب) عدم اليات في الوضع الذي يرجع إلى الدفع للداحل بواسطة العضلات الاسترنية البلورية ، (ج) الجناح ثابت في الوضع السفلي .

وتنتج مرونة الجهاز من التماسك الجناحي الأساسي وتكون خواص المرونة كاملة وبالتالي تمتص أقل من ٣٪ من الطاقة الممنوحة لها عندما يمتد الجناح في حركة لأعلى ، أما الطاقة المتبقية فإنها تصبح متاحة لجذب الجناح لأسفل .

وتعتبر مرونة عضلات الطيران هامة أيضا ، وتمتيز هذه العضلات بمقاومتها العالية للتمدد والانسلاط بمقارنتها بالعضلات الأخرى ويرجع ذلك إلى صفات المرونة للنظام الانقباضى ، ويضيف غلاف العضلة الخارجى قليل من لرونة للعضلات (بوشثال وآخرون Buchthal et al. عام ١٩٥٧) .

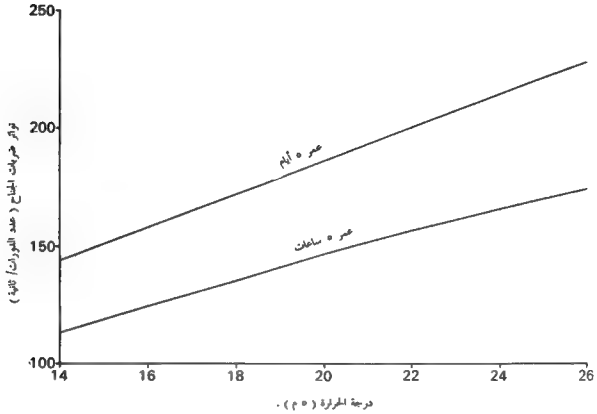
انقباض عضلات الطيران غير المباشرة تعمل على انحراف الصدر وبالتالي فإن صفات المرونة الخاصة بالصدر تكل تعتبر عوامل معنوية فى طوان الأجنحة . والشكل التخطيطى رقم ٥ - ٤ يبين الطريقة التى فيها تستخدم حركة الأجنحة الحركة الجانبية لجدار الصدر . وهذه الحركة يمكن أن تقاوم بواسطة مرونة الصدر التى ترجع أساسا إلى التفصل الأسترنى البلورى وإلى حد بسيط إلى التفصل الترجى البلورى . و الحلقة الصدرية الوسطى للحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة وفى الحلقة الصدرية الخلفية للحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة تلتحم كتوءات البلورية والأسترنية ولذلك توجد صلابة ملحوظة وثابتة على جانبي الصدر ، ولكن فى الحشرات الأخرى ترتبط التتوات بعضلة ولذلك يوجد ضغط متبادل وعن طريقه يمكن تنظيم الصلابة الجانبية للصدر .



شكل (٥-٤) : رسم تخطيطى بين قطاعا فى قاعدة جناح ذبابة ويوضح ميكانيكية حركة الجناح (أ) الجناح ثابت فى الوضع العلوى ، (ب) عدم الثبات فى الوضع مع وجود نظام XYZ فى عطف سطح ، (ج) الجناح ثابت فى الوضع السفلى .

نتيجة لهذه الصلابة الجانبية يصبح وضع الأجنحة غير ثابت فى حالة ضربات الجناح العالية وتعود الأجنحة لفانها إما إلى تمام علوها أو إلى تمام هبوطها (شكل ٥ - ٤) وهذا الوضع الأخير يعتبر الوضع الوحيد الثابت . سبق يتضح أنه أثناء الطيران تتحرك الأجنحة بواسطة العضلات إلى الوضع الأقصى من عدم الثبات (شكل ٤ ب) ، ثم تنشط للوضع الأعلى أو للوضع الأسفل كنتيجة لمرونة الصدر ويطلق على هذا الترتيب اسم ميكانيكية التلازم .

المتزلى يصل التردد إلى حوالى ١٩٠ ضربة / ثانية . وقد وجد أن معدل ضربات الجناح فى حشرة *Forcipomyia* (وهى حشرة صغيرة جدا تابعة لرتبة ثنائية الأجنحة) يصل إلى حوالى ١٠٠٠ ضربة فى الثانية .

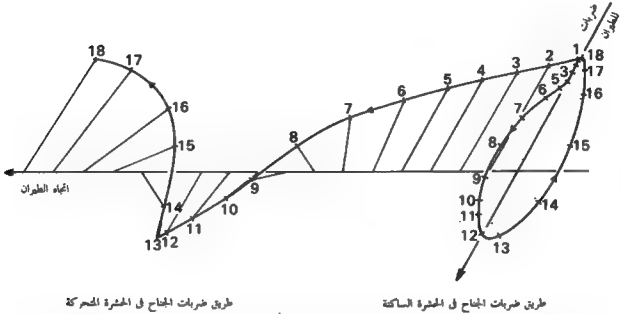


شكل ٥ - ٦ : اختلاف تواتر ضربات الجناح فى ذبابة الدروسوفيل نتيجة العمر ودرجة الحرارة (عن تشادويك Chadwick عام ١٩٥٣ - أ) .

ترتبط معدلات ضربات الجناح المنخفضة (٣٠ ضربة فى الثانية فأقل) بعضلات الطيران الانبوبية أو الحزمية المتراصة التى تُظهر علاقة ١:١ مع التزويد بالطاقة العصبية ؛ فكل سيال عصبى يُنتج انقباض عضلى واحد . أما فى حالة معدلات ضربات الجناح العالية فلا ينطبق ما سبق عليها ؛ فمعدلات ضربات الأجنحة هنا ترتبط ببعضلات الطيران اللولبية والتى فيها يؤدى سيال عصبى واحد إلى حدوث انقباضات عضلية متتالية . وهذه الانقباضات تعتبر عضلية المنشأ ويعتمد التردد الذى يهتز به الأجنحة فى هذه الحالة على التواتر الطبعى للصدر وعضلاته .

ويختلف معدل ضربات الجناح حتى بين أفراد النوع الواحد من الحشرات حيث يكون عاليا عموما فى الأفراد صغيرة الحجم ، كما يكون هذا المعدل أكبر فى الذكر عن الأنثى ولو أن ذلك يعكس تأثير حجم الحشرة حيث تكون الذكور أصغر حجما من الإناث . ويختلف معدل ضربات الجناح أيضا باختلاف عمر الحشرة حيث يكون

أعلى في الحشرات المسنة (شكل ٥ - ٧) ، كما ينخفض هذا المعدل عندما تصبح الحشرة متعبه أو مُجَهَّلة . وقد وجد في حشرة الدروسوفيلا (من رتبة ثنائية الأجنحة) أن معدل ضربات الجناح يزداد بارتفاع درجة الحرارة (شكل ٥ - ٧) ولكن في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة لا يظهر تأثير الحرارة على هذا المعدل . ويكون معدل ضربات الجناح في الجراد الصحراوي ثابتا عند الطوفان العادى على درجة حرارة تتراوح ما بين ٢٥ ، ٣٥ م ولكنه يتغير عند ارتفاع أو انخفاض درجة الحرارة عن هذا المدى .



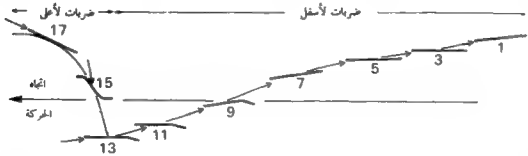
شكل (٥-٧) : حركة ضربات الجناح الأمامي في الجراد من جنس *Schistocerca* الناجحة التي توضح أن الحركة تتناسب مع جسم الحشرة ، بناءً على النسبة بين حجم الجناح وطول الجسم . وتبين الأرقام أوضاع الجناح على فترات متساوية خلال ضرباته ، أما الخط الذي يربط طريق ضربات الجناح ويحور الطوفان فيبين الزاوية التي يحملها المحور الطويل مع فترات متساوية من الضربات .

يتم التحكم في ضربات الجناح إلى حد ما ، وفي الجراد الصحراوي يستعمل التردد العالي للأجنحة لزيادة علو الحشرة ، وهذا يتضمن معدل عال من طاقة الأعصاب المحركة إلى العضلات المحركة للأجنحة ، ولكن في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يمكن أن يتحور التردد بواسطة تبادلات الضغط للعضلات المختلفة مثل العضلات الاسترنية البلورية التي تبديل التردد الطبيعي للصدر .

لا تتحرك الأجنحة عند السرعة الثابتة أثناء الطوفان ، ويلاحظ أن حركة الأجنحة لأسفل تكون أكثر بطءاً من حركة الأجنحة لأعلى (أنظر شكل ٥ - ٨) .

٤ - ١ - ٤ ضربات الطيران

لا تؤدي الأجنحة حركات لأعلى ولأسفل بسيطة ولكن في كل دورة اهتزازية فإنها تتحرك أيضا إلى الخلف وإلى أمام إلى حد ما . وكنيجة لذلك فإن قمة الجناح الأمامي للجراد الصحراوي تتحرك في قطع ناقص بالنسبة لجسم (شكل ٥ - ٨) وتتحرك للأمام ولأسفل عند ضربة الجناح لأسفل ، وتتحرك لأعلى وللخلف عند ضربة الجناح لأعلى . وفي بعض الحشرات الأخرى مثل الحبل والدباب ترسم قمة الجناح شكل حرف K بالنسبة لجسم . وعندما تتحرك الحشرة فإن طريقين قمة الجناح في الهواء يعتبر طريقا غير منتظما .



شكل (٥-٨): الفيوات في اهتزازات القطاع الأوسط من الجناح الأمامي للجراد الصحراوي من جنس *Schistocerca* في حالة عمل ضربة هفزة . لاحظ أن الخطوط القصيرة تحمل الاتجاه النسي للرج والأرقام الموجودة مقابل تلك التي توجد في شكل ٥ - ٧ .

تكون ضربات الجناح أثناء الطيران في الجراد الصحراوي ثابتة تقريبا حيث تعمل زاوية مقدارها ٣٠° بالنسبة للمحور الطولي للجسم .

٥ - ١ - ٥ مدى (نطاق) ضربة الجناح

يختلف مدى ضربة الجناح من نوع لآخر من الحشرات ، ويصل هذا المدى في حشرة *Aeschna* (من رتبة بعاشات) إلى حوالي ٥٧٠ مم يصل في *Lucanus* (من رتبة عمودية الأجنحة) إلى ١٦٠ سم . أما في الجراد صحراوي حيث لا ترتبط الأجنحة تشرعيا يتراوح هذا المدى للجناح الأمامي ما بين ٦٠ ، ٥٧٠ مم يصل إلى ١١٠ للجناح الخلفي . وهذا الاختلاف في مدى ضربة الجناح على جانبي الجسم قد يستعمل في توجيه الحشرة ، حيث تدور الحشرة من ناحية الجانب ذو المدى الأكبر . وقد يرتبط انخفاض المدى مع ارتفاع معدل ضربات الجناح .

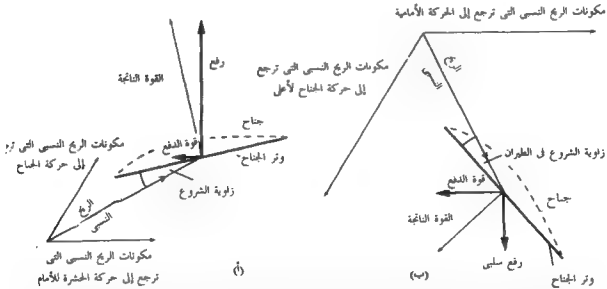
٦ - ١ - ٦ اهتزاز الجناح

بالإضافة إلى الاختلافات في شكل ضربة الجناح ، يمكن أن يهتز الجناح بطرق مختلفة وبأساليب مختلفة . في كثير من الحشرات تنتج الاهتزازات من عضلتين من عضلات الطيران المباشرة ؛ العضلة القاعدية التي تدير الجناح بحيث

يصبح السطح البطنى مواجه للناحية السفلى يجذب الحافة الأمامية ، والعضلة تحت الجناحية والتي تسمى العضد الباطنة والتي تجعل السطح البطنى في مواجهة الناحية الأمامية وفي اتجاه مائل وذلك يجذب الحافة الخلفية لأسفل . وحيث أن هذه العضلات تعمل أيضا كمضخات مباشرة خافضة للحناح فإنها تنشط فقط خلال ضربة الحنا . لأسفل ويحدد التوازن بينها درجة دوران الجناح . بالإضافة إلى ما سبق يوجد بعض الشد على الحناح نتيجة قابلية للثني . خلال ضربة الحناح لأعلى تصبح العضلات المباشرة غير نشطة .

وفي دابة اللحم *Sarcophaga* تمتع اهتزازات الأجحة من الحركات النسبية للصليتين الإبطيتين الأولى والثاني (بريجل Pringle عام ١٩٥٧) .

تؤدي الأجنحة تغيرات اهتزازية متتابعة ومنظمة وتلدور دورات كاملة (شكل ٥ - ٩) .



شكل (٥ - ٩) : رسم توضيحي يبين القوى المؤثرة عند نقطة وسطية في الجناح أثناء ضربات الجناح المختلفة في الوضعين ١٥.٧ من شكل ٥ - ٨ (أ) ضربات لأسفل مع وجود زاوية شروع في الطوان موجبة ، (ب) ضربات لأعلى مع وجود زاوية شروع في الطوان سالبة . طول الخطوط لا تمثّل القوى المبدولة .

٥ - ٢ التحكم في ضربات الجناح Control of wingbeat

٥ - ٢ - ١ بدء حركات الجناح

في معظم الحشرات تبدأ الأجحة في الإهتزاز نتيجة فقد تلامس راسها للوسط الذي تقف عليه ويحدث ذلك لفراد عندما تقفر الحشرة في الهواء ، وعندما تلامس الأرجل الأرض فإن حركات الحناح تنبط . ومن المحتمل تأثير ملامسة الأرض يظهر من خلال فعل المستقلات الدائية الموجودة بالأرجل . وقد تبدأ الأجحة في الإهتر نتيجة منبهات أخرى مختلفة .

٥ - ٢ - ٢ المحافظة على حركات الجناح

يعتبر فقد تلامس الرسغ للأرض كافيا للمحافظة على حركة أجنحة الدروسوفيليا وعلى بدء حركات الجناح ، ولكن في معظم الحشرات الأخرى تقف عملية الطيران حالا إلا إذا وصلت منبهات لاحقه . فسرعة الرياح التي تصل إلى ٢ متر / ثانية فقط تعتبر كافية للمحافظة على حركات جناح الجراد الصحراوي . وحيث أن هذه السرعة تعتبر أقل من سرعة طيران الحشرة فإن الرياح الناتجة أثناء الطيران من مقlosure الهواء تعتبر منه كافي لاستمرار الطيران . وتحس الحشرة بحركة الهواء بواسطة شعيرات على غلبة الرأس كما في الجراد وبحركات العقلة الثالثة لقرن الاستشعار بالنسبة للعقلة الثانية كما في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . والحالة الأخيرة قد تتضمن أيضا عضو جونسون (هولليك Hollick عام ١٩٤١) .

ينتج عن هذه المنبهات أيضا شروع في رفع الأرجل لأعلى لتصبح ممتدة وقرية من الجسم في وضع مميز لهذه الأرجل أثناء الطيران ، فقد وجد أن تنبيه الشعيرات الموجودة على غلبة رأس الجراد يسبب تغير في وضع الأرجل الأمامية لتصبح في وضع الطيران ، ويحدث ذلك أيضا في الأرجل الخلفية فقط عندما تنبه الشعيرات الحسية الموجودة عند قاعدة الجناح بواسطة حركات الجناح الاهتزازية .

أما في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة فإن أرجلها تصبح في وضع الطيران عندما تنبه قرون استشعارها أثناء الطيران .

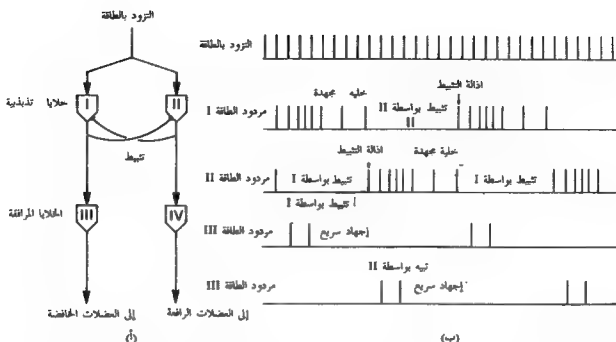
٥ - ٢ - ٣ التحكم العصبي في حركات الأجنحة

يحدث الإيقاع الأساسي للإقباضات العضلية المختصة بالطيران في الجراد واستمرار هذا الإيقاع في غياب السيالات العصبية من المستقبلات المحيطية ولا يوجد مركز في الجهاز العصبي يختص بالتحكم في الطيران .

ومن المحتمل أن ينتج التذبذب الأساسي من الصفات الخاصة بالأعصاب المحركة التي تزود بها العضلات . وأساسا يُفترض أن أعصاب عضلتين متضادتين يثبط أحدهم الآخر (شكل ٥ - ١٠) فيكون عصب ما في البداية هو المسيطر ولكنه لا يلبث أن يتعب ويُجهد ثم يُكبت نشاطه بواسطة العصب المضاد له ، وهذا الأخير لا يثبت أن يُجهد وبالتالي يُصبح العصب الأول مسيطرا مرة أخرى (شكل ٥ - ١٠ ب) . وقد أظهرت التجارب العملية أن مثل هذا التثبيط المتبادل البسيط لا يمكن ملاحظته في نموذج الطيران والذي فيه يصل لكل وحدة عضلية سيال عصبي أو سيالين في كل دورة وعلى فترات زمنية طويلة بين كل مجموعة سيالات والأخرى .

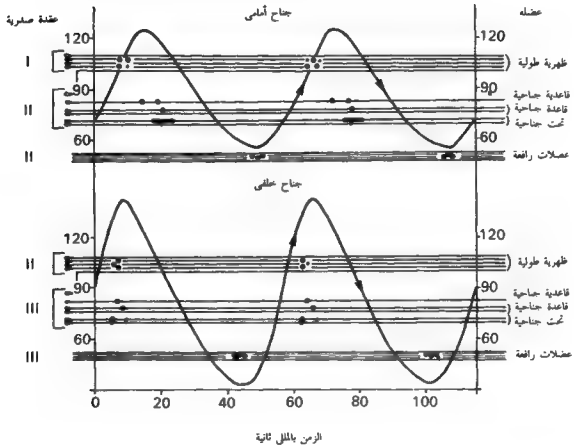
بعض النظر عن تعقيد حركات الطيران في الجراد فإن كل عضلة من العضلات المستخدمة تضم عددا قليلا من الوحدات ؛ فمثلا تحتوي العضلة الجناحية القاعدية الأولى على وحدة واحدة فقط بينما تحتوي العضلة تحت الجناحية على وحدتين عضليتين ، ولكل وحدة ليفتها العصبية المحركة الخاصة بها وبالتالي يمكن أن تعمل مستقلة عن باقي الوحدات .

يمكن للجهد المبذول بواسطة العضلة أن يزداد إما بزيادة عدد الوحدات العضلية النشطة أو بزيادة قوة الشد المبذولة بواسطة كل وحدة .



بالرغم أن وحدات عضلات الطرآن تُغذى عصبيا بمحاور عصبية سريعة فقط ، فإنها تسبب انقباضا أكبر قوة إذا بُثت بسيال عصبى واحد ، وإذا بُثت بسيالين عصبين على الواحد الآخر مباشرة فإن الزمن الذى يقع بين السيالين يمكن أن يُحدد بواسطة فترة الانعكاس النسي للعصب والغشاء العضل (ويلسون Wilson عام ١٩٦٤) ، ويتنقل السيال من العصب للعضلة بهذه الطريقة بغض النظر عن قانون الكل أو اللاشيء الخاص بالجهاز العصبى . وعندما تُنتج الحشرة قوى صعود منخفضة فإن العضلة الجناحية الثانية وبعض وحدات العضلة الظهربية الطولية للجناح الخلفى قد تكون غير نشطة ، فى حين أنه عند إنتاج قوى رفع عالية فإن كل الوحدات العضلية تعمل وتزداد القوى المبذولة بواسطة الوحدات الفردية التى تنبه بأعصاب محرّكة مزدوجة (شكل ٥ - ١١) .

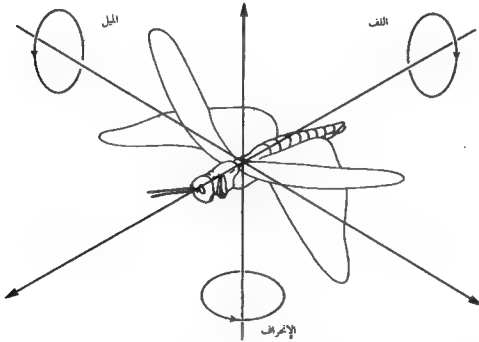
توقيت التنبية العصبى الحركى مع الحالة الخاصة لدورة ضربات الأجنحة . وتعمل الطاقة العصبية المؤثرة على عضلات الطيران كمينة عام يحافظ على الانقباضات العضلية . تمارس العضلات عملية التحكم فى الحركات وذلك عن طريق التحكم فى الصفات الميكانيكية للصدر ؛ فزيادة التصلب الجانبي للصدر ينتج عنه زيادة تواتر ضربات الجناح بينما قلة التصلب تؤدي إلى انخفاض التواتر . ويعتبر هذا التحكم غير ضرورى إذا ما رحلت الحشرة لمسافة قصيرة .



شكل (٥ - ١٩) : شكل يوضح توقيت وصول الأوامر العصبية من الخلايا الحركية لعضلات الطوائف الموجودة بالأجنحة الأمامية والخلفية وارتباطها بدورة ضربات الجناح . يظهر كل نبض من نبضات العصبية موجودة بالقاعدة اليسرى على الرسم . كل نقطة على الخط بين سلال عصبية يحدث ل ذلك الوقت . أما النبضة الصغيرة فهى حدوث أو عدم حدوث سلال عصبية . للنسب القليل والأعداد بين زوايا الجناح يوضح ٩٠° ، أقل للجناح .

٥ - ٣ الثبات أثناء الطيران Stability in flight

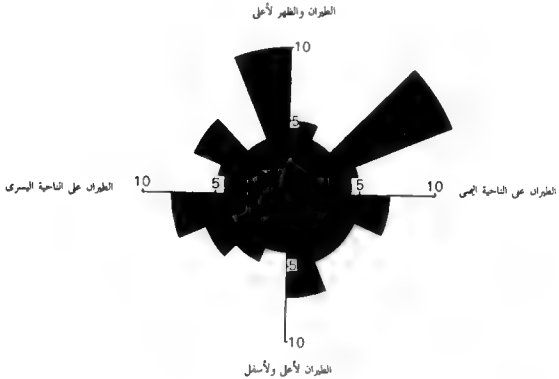
بسبب الاختلافات في القوى المؤثرة على الحشرة أثناء الطيران فإنها يمكن أن تنحرف عن مسارها العادي ، ويتضمن عدم الثبات في الطيران دوران الحشرة حول أى محور من المحاور الثلاثة التي تمر خلال مركز ثقل الجسم (شكل ٥ - ١٢) ويسمى الدوران حول المحور الطولى للجسم باسم اللف Rolling بينما يسمى الدوران حول المحور الأفقى والعرضى باسم الميل Pitching ويسمى الدوران حول المحور الرأسى باسم الانحراف Yawing . ويضبط الانحرافات عن المسار الطبيعي بواسطة شعيرات حسية مختلفة وبالبطاقة العصبية التي تتحكم في دورة ضربات الجناح وبالتالي يمكن تصحيح الانحراف ومن ثم يمكن المحافظة على المسار الطبيعي . وقد وجد أن الشعيرات الحسية الموجودة على قاعدة الأجنحة وفي دبابيس الاتزان للحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة لها أهمية خاصة في هذا التحكم .



شكل (٥-١٢): رسم تخطيطي يبين المحاور الأساسية التي حولها تدور الحشرة ويرجع ذلك إلى عدم ثباتها أثناء الطيران .

اللف : تلعب الرؤية دورا هاما في التحكم في اللف . ففي الحشرات التابعة لرتبتي الرعاشات ومستقيمة الأجنحة (ومن المحتمل في حشرات أخرى) يوجد تفاعل ضوئي ظهري على الرأس وبالتالي فإن العيونات الظهرية يصل لها أقصى شدة إضاءة . وإنتاج التفاعل الضوئي الظهري يجب إضاءة عدد من العيونات ، ولكن لا تعتمد الإستجابة على تنبئة جزء خاص من العين حيث أنه لا تزال معظم العيونات الظهرية (المسؤولة عن الاستجابة) مغطاه . ويمكن تدعيم الاستجابة بتنبيه العيون البسيطة بالرغم من أنهم لا يلبعون دورا مباشرا في التوجيه (جودمان Goodman عام ١٩٦٥) .

عادة يأتي معظم الضوء من الشمس حيث تقع السماء أعلى التفاعل الضوئي الظهري ويؤكد ذلك أن الرأس تقع غالبا في وضع عمودي على الجسم . في الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات حيث تتمفصل الرأس بحرية مع الصدر فإن هذه الرأس تحافظ على الوضع العمودي ، ولكن لا يحدث ذلك في الجراد حيث ترتبط الرأس بقوة مع الصدر . بالتالي فإن دوران الصدر ينقل مباشرة إلى الرأس . ونتيجة ذلك يمكن أن يحدث طيران الجراد في الكلام الكامل في هذه الحالة من أعلى لأسفل أو بأى زاوية أخرى (شكل ٥ - ١٣) .



شكل (٥ - ١٣) : رسم تخطيطي يبين اتجاه الجراد في سلسلة من الملاحظات أجريت أثناء الطيران في الظلام الكامل . الأرقام الموجودة تبين نسبة الارتفاع التي يحدث التوجيه في كل قسم .

يعطى التفاعل الضوئي الظهري الثبات للرأس ويمتد الجسم عند الراحة مع الرأس . ويشار إلى أى انحراف عن هذا الوضع بأنه نتيجة تأثير المستقبلات الذاتية بين الرأس والصدر . في الجراد الصحراوي توجد شعيرات على الصليبة العنقية وشعيرات على امتداد السياج الأمامي للصفحة الظهرية الأمامية (لترجة الصدر الأمامي) ، وتستخدم هذه الشعيرات في هذا التوجيه . ويؤدي التنبيه غير المتساوي من الشعيرات الحسية الموجودة على كلا الجانبين نتيجة رجوع الصدر بالنسبة للرأس إلى التذبذب المتميز للأجنحة وبالتالي يتردد الصدر للخلف مرة أخرى .

الميل والتحكم في الصعود : عند الطيران العادي تحافظ الحشرات على وضع جسمها بحيث يعمل زاوية ثابتة مع المحور الأفقى . وتقدر زاوية الجسم عادة في الجراد بحوالى ٦ — ٧ درجات . وأى نزعة لحدوث ميل يتبعه تغيرات في اهتزازات الجناح الأمامى وبالتالي تتغير القوى المبذولة .

ومن الناحية العملية وجد أن أى اختلافات في هذه الزاوية بحيث تصل إلى ١٥ درجة يمكن لهذه الحشرات أيضا أن تحافظ على قوة الصعود ثابتة تقريبا . ويتحقق هذا الثبات بتنظيم اهتزاز الجناح الأمامى أثناء خفقاته لأسفل . بينما لا يحدث تنظيم أثناء خفقات الجناح لأعلى أو أثناء خفقات الجناح الخلفى فى أى اتجاه .

في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تعتبر دبابيس الاتزان هامة في التحكم في الميل ، ومن المحتمل أن يؤدي عضو جونسون الموجود في قرن الأستشعار بعض التحكم في حركات الجناح .

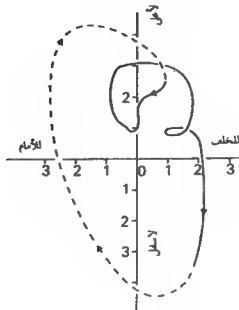
الانحراف : من المحتمل أن يتم التحكم في الانحراف عن طريق الدور الذى تلعبه الرؤية مع الشعيرات الحسية الموجودة في قاعدة الأجنحة أو دبابيس الاتزان . بالإضافة إلى ذلك فإن الشعيرات الحسية الموجودة على رأس الحراد الصحراوي تظهر بعض درجات الحساسية التوجيهية .

الشعيرات الحسية عند قاعدة الجناح : في اهتزازات الجناح العادية تنتج قوة الاهتزاز أو العزم في الجليد تحت قاعدة الجناح ، إذا تحرك الجناح لأعلى ولأسفل في حركة رأسية فإنه ينتج فقط عزم رأسي ، وعندما يكون الجناح في الوضع العلوى يكون الجليد عند القاعدة على الجانب العلوى منضغطا والجليد على الجانب البطنى ممتدا ومنبسطا ، والعكس صحيح عندما يكون الجناح في الوضع لأسفل حيث تعمل كل القوى موازية للمحور الطولى للجناح . ونظرا لتعقيد حركة الجناح فإن العزم يختلف في قوته واتجاهه بالأجزاء المختلفة من الجناح (شكل ٥ — ١٤) . تقوم أعضاء الحس بضبط العزم وبالذات أعضاء الحس ذات القوة الموجودة على قاعدة الجناح ، وترتب هذه الأعضاء في مجاميع وأعضاء كل مجموعة يكون لها نفس الاتجاه وبالتالي تستجيب كل مجموعة من أعضاء الحس للحد الأقصى من العزم في اتجاه معين . وإذا نُظمت حساسية أعضاء الحس بطريقة مناسبة فإنها تستجيب مرة واحدة فقط خلال دورة الجناح .

ومن الممكن أن أى نزعة للحشرة للانحراف عن وجهتها الثانية سوف ينتج عنه تغيرات في تنبيه أعضاء الحس هذه ، والتي تؤدي إلى تأثير تحكمى في ضربات الجناح لتصبح هذا الانحراف . وهذا ما يحدث عادة عند التحكم في الصعود وفي الميل في الجراد الصحراوي . وتعتبر هذه الحالة أكثر وضوحا في دبابيس الاتزان للحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة حيث تعتبر دبابيس الاتزان أعضاء خاصة للإتزان في الحشرة .

دبابيس الاتزان : تمتاز دبابيس الاتزان بنفس تواتر الأجنحة الأمامية ولكن في الاتجاه المعاكس . ويلاحظ أن حركة دبابيس الاتزان تكون أقل تعقيدا منها في الأجنحة بسبب تركيب هذه الدبابيس وطبيعة تفصلها مع الصدر . ويقع مركز ثقل دبوس الاتزان في نهاية انتفاخه الطرفى وبالتالي فإنه عندما يهتز دبوس الاتزان فإنه يدور للأمام إلى أن يعمل المحور الطولى المار خلال التمثفصل ومركز الثقل زوايا صحيحة مع المحور الطولى للجسم . وتكون النتيجة اهتزاز دبوس الاتزان في الوضع العمودى أو القريب من العمودى بدون حدوث حركات معقدة أماميه وخلفية للجناح . وتصبح القوى التى تعمل عند قاعدة دبوس الاتزان والمنبهة لأعضاء الحس ذات القوة

محدودة بالاتجاه الرأسى عند تذبذب ديبوس الاتزان مع الحشرة فى الطيران العادى ، ويتذبذب المزم الظهري والمزم البطنى بنفس التواتر عند اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ - ١٣ ب) . وتُضبط هذه العزوم بواسطة الصفائح الظهرية والبطنية التى يعتقد أنها تحافظ على ثبات مدى تذبذب ديبوس الاتزان .



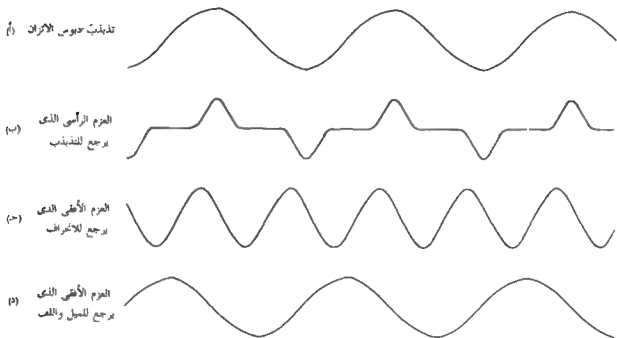
شكل (٥ - ١٤): اتجاه العزوم فى العزوم القاعدية للجناح الأمامى فى الجراد من جنس *Schistocerca* أثناء حرية واحدة للجناح . الخط الكامل يوضح الضربات السفلية أما الخط المنقطع فيوضح الضربات العليا .

ويوضح مسار الانتفاخ النهائى أثناء الاهتزاز وجود قوس دائرة حول المحور الطولى للحشرة حيث يعتبر ديبوس الاتزان جيروسكوب ويقابل محور دورانه المحور الطولى للجسم .

ينتج اللف والميل عزم أيضا عند قواعد دبابيس الاتزان وتختلف هذه العزوم عن الانحراف فى زمن وتواتر التذبذب . يُنتج الانحراف عزمًا ذو تذبذب ضعف تواتر اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ - ١٥ ج) بينما ينتج اللف والميل عزمًا ذات تذبذب يساوى تواتر اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ - ١٥ د) .

التحكم فى سرعة الطيران : يمكن التحكم فى سرعة الطيران بالنسبة للأرض بواسطة رد الفعل الحركى البصرى حيث يحافظ ذلك على سرعة الصور على العين من الأمام للخلف بمعدل سرعة معين . وفى نحل العسل وذباب *Calliphora* (على الأقل) يكون التحكم فى السرعة الهوائية بواسطة قرون الاستشعار حيث تأخذ قرون الاستشعار وضعا أماميا ضد تدفق الهواء ، ويتم ضبط هذا الوضع الثابت لقرون الاستشعار بواسطة ما عليها من شعيرات حسية وبالتحديد على قاعدة الشمراخ . ويمكن أن يُضبط تذبذبات الشمراخ الراجع إلى حركات الأجنحة

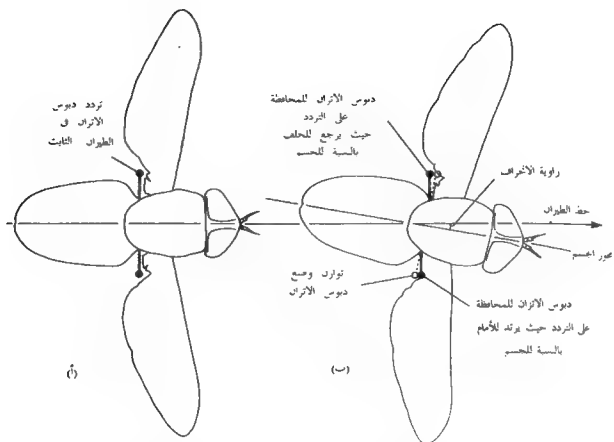
بواسطة عضو جونستون ، ويتحكم وضع قرون الاستشعار وتذبذبات الشمراخ في مدى ضربات الجناح وبالتالي تتأثر سرعة الطيران (شوارتزكوبف Schwartzkopff عام ١٩٦٤) .



شكل (١٥-٥): رسم تخطيطى يبين تذبذب الزعم الذى يحدث في قاعدة دبوس الاتزان كنتيجة خفطان الدبور وحركة الحشرة .

٥ - ٤ الهبوط Landing

أثناء الطيران تعلق أرجل الحشرة بالقرب من سطح الجسم ، وقبل أن تهبط هذه الحشرة يجب أن تمتد أرجلها حتى يمكن للحشرة أن تهبط على أرجلها . وقد وجد في ذبابة *Lucilia* أن إمتداد الأرجل ينتج عن منبهات رؤية من العيون المركبة . ومن العوامل الهامة في امتداد الأرجل التغير الواضح في تنبيه العيونات المناخطة القريبة والتغير السريع في اضاءة العيونات التالية . بالإضافة إلى ما سبق ، فإنه لإنتاج حركات الأرجل يجب أن يُنبه عدد كبير من العيونات وبالتالي لا تستجيب الحشرة للمعالم الصغيرة في البيئة والتي كانت مرئية لها أثناء الطيران العادى (جودمان Goodman عام ١٩٦٠) .



شكل (٥-١٦) : رسم تخطيطي يبين فعل دبوس الأتزان . (أ) في الطولان الثابت يرتد دبوس الأتزان للأمام ويتفق للطولان مع محوره الطولي عند لراوية اليمنى إلى المحور الطولي للجسم . (ب) إذا انحرفت الحشرة أثناء الطولان فإن دبوس الأتزان يستمر في اهتزازاته ويصبح المزم واقفا على قاعدة هذا لدبوس . إذا تم تصحيح الانحراف ، يقوم دبوس الأتزان بعمل التوازن الملائم .

الفصل السادس نشاط الطيران

FLIGHT ACTIVITY

سبق أن نوقشت الآليات التي تطير بها الحشرات في الجزء الأول (الفصل ١٠ ، ١١) ، وسوف يؤخذ في الاعتبار في هذا الفصل وظائف الطيران والعوامل المحددة والمنبهة لنشاط الطيران . من الناحية الفسيولوجية يحدث الطيران فقط تحت ظروف خاصة حيث تحدد بالعوامل البيئية الخارجية والداخلية . وتعتبر وظائف عضلات الطيران في هذا المجال من الأهمية بمكان ، ولكي تعمل يجب أن تكون حرارة الجسم عالية بدرجة كافية . وعادة تكون عضلات الطيران غير كاملة النمو بعض الوقت بعد خروج الحشرة الكاملة ، وخلال هذه الفترة من النمو العضلي يكون نشاط الطيران مقيدا ، وحتى عندما تكون الظروف مناسبة للطيران لا يكون هناك ضرورة لطيران الحشرة إلا عندما تنبه لإحداث ذلك . وكثير من العوامل الخارجية قد تشجع على الشروع في الطيران . ومن المحتمل أن تكون العوامل الداخلية في بعض الأحيان هي المسؤولة . أثناء الطيران تحت بعض التنبيهات الحشرة لكي تهبط ، وتعتمد المنبهات الدقيقة على بنية وسلوك الحشرة . -

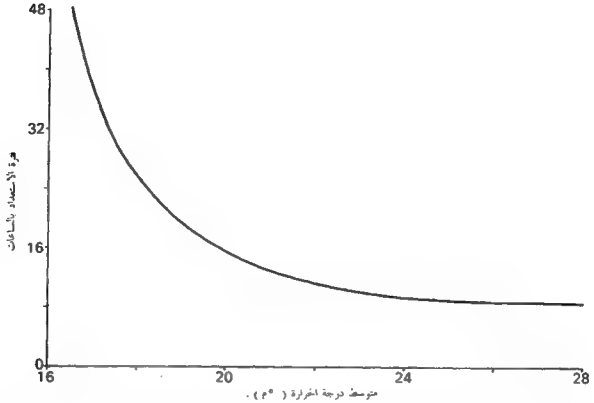
يتعلق نشاط الطيران بالسلوك الروتيني مثل التغذية والتناسل أو قد يأخذ شكل الطيران مجرد إنتشار الحشرات أو الهجرة من الموطن الأصلي . بعض الحشرات يمكنها أن تتحكم في اتجاه الهجرة ، ولكن في كثير من الحالات عندما تطير الحشرة في الرياح التي تصل سرعتها إلى سرعة الحشرة نفسها في الهواء فإن اتجاه الحشرة يحدد أساسا بإتجاه هذه الرياح .

يحدث في بعض الأحيان عودة للهجرة ، وتم عملية العودة بين الحين والآخر بواسطة الحشرات المهاجرة الأصلية ، ولكن في حالات أخرى تتم هذه العملية عن طريق أفراد الجيل الأخير . وتختلف مسافات الطيران من بضعة أمتار قليلة إلى آلاف الكيلومترات ، ولكن عموما يعتبر الغرض من طيران الهجرة واحدا في كل الحالات وهو الغزو لأوطان جديدة .

النمو العضلي : بعد خروج الحشرات الكاملة تكون نظم الطيران فيها غير تامة النمو وتسمى هذه الفترة باسم فترة الاستعداد ، وبالتالي فإن الحشرات اليافعة من الحراد تظل غالبا مع الحشرات غير اليافعة لمدة تتراوح ما بين أسبوع إلى عشرة أيام قبل أن تصبح قادرة على الطيران .

في البداية تكون هذه الحشرات غير قادرة على الطيران ، ثم تبدأ بعد ذلك في عمل طلعات طيران قصيرة ، وتطول هذه الطلعات بمرور الوقت إلى أن تستكمل نظم الطيران في الحشرة فتصبح قادرة على الطيران العادي .

وتختلف فترة الاستعداد باختلاف الحشرات حيث تكون قصيرة جداً في المن ولا تستغرق سوى عدة ساعات ، وعموماً فإن طول هذه الفترة يتناسب مع درجة الحرارة (شكل ٦ - ١) .



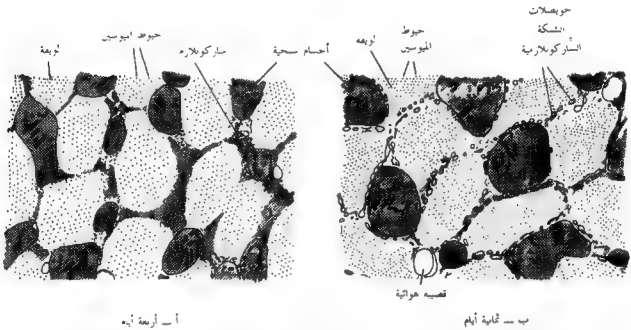
شكل (٦-١): متوسط فترات الاستعداد من وقت خروج الحشرة الكاملة إلى وقت الاستعداد للطيران في المن من النوع *Aphis fabae*. وعلاقة هذه الفترات بدرجة حرارة الهواء .

قد يرتبط بداية تثبيت الطيران جزئياً مع نعومة وعدم اكتمال تكوين الجليد . في معظم الحشرات ، يلزم الأطوار الكاملة بعد خروجها فترة تتراوح ما بين ساعة إلى ساعتين لحدوث صلبة الجليد .

ومن المحتمل أن تكون درجة نمو عضلات الطيران من الأهمية بمكان في تحديد الطيران حيث تنخفض هذه العضلات في كثير من الحشرات لتغيرات جوهريّة خلال الأيام القلائل الأولى من حياة الحشرة الكاملة ؛ ففي عضلات طيران الحراد تزداد الجسيمات السبحية خلال الأيام الثمانية الأولى من حياة الحشرة الكاملة (شكل ٦ - ٢) ، وفي المقابل تحدث تغيرات في النظم الانزيمية مع زيادة في انزيم جليسرول - ١ - فوسفات أكسيداز وألفا جليسرول فوسفات ديهيدروجيناز اللذين يعتبران إنزيمين ضروريين في آلية الطيران ، وخلال نفس الفترة يزداد عدد اللويحات العضلية في كل عضلة من حوالي ٣٠ إلى ١٠٠٠ لويحة تقريباً ، كما يتضاعف عدد الحيوط في كل لويحة (بوشر Bucher عام ١٩٦٥) . وتحدث نفس هذه التغيرات في حشرات أخرى . ففي نحل العسل تصبح العضلات تامة النمو بعد حوالي ٢٠ يوماً من خروج الحشرة الكاملة ، وبعد هذه الفترة يصبح النحل

قادرا على الطيران لمسافات طويلة (هيرولد وبوري Herold & Borei عام ١٩٦٣) . وبالمثل في ذبابة *Glossina* (من رتبة ثنائية الأجنحة) حيث تحدث فيها التغيرات لمدة تستغرق عدة أيام قبل أن تتمكن من الطيران العادي . ومن الممكن أنه في الحشرات ذات التطور التام يعكس التأخير في نمو العضلات وجود قصور في الاحتياطات المخزونة داخل نفس الحشرات خلال طور العذراء (بورسيل Bursell عام ١٩٦١) .

وبعض الحشرات ذات الأجنحة الكاملة قد لا يمكنها الطيران في أي مرحلة بسبب عدم اكتمال نمو عضلات الأجنحة ، في بعض حشرات Corixids تتميز بوجود ظاهرة تعدد الأشكال المرتبطة بنمو عضلات الطيران . ويلاحظ في الأفراد غير القادرة على الطيران وجود العدد الكامل من اللويقات العضلية ولكنها تكون دقيقة وبضاء بالمقارنة بالعضلات الكبيرة والمائلة للصفرة في الأفراد القادرة على الطيران . وهذا الاختلاف في اللون قد يعكس الاختلاف في نمو الجسيمات السبحية وبالتالي في تركيز السيروتوكروم الموجود (ينج Young عام ١٩٦٥ - ب) .



شكل (٦-٧) : لقطتان عرضيان لأجزاء من عضلة الطوان الظهرية الطولية في طور الحشرة الكاملة للجراد من جنس *Locusta* (أ) أربعة ألياف ، (ب) ثمانية ألياف من مخرج الحشرة الكاملة . لاحظ الأجسام السبحية الكبيرة والزيادة في أعداد الحويوط في (ب) (عن بوشر Bucher عام ١٩٦٥)

وبعد فترة الاستعداد في كثير من الحشرات ، توجد فترة ذات نشاط طيران واسع يليها فترة يحفظ فيها النشاط الذي قد يرتبط بالإخفاق أو بالتحلل الذاتي لعضلات الطيران . ويحدث هذا عادة في المثل حلال يومين أو ثلاثة من خروج الحشرة الكاملة ، ويعتمد ذلك على زمن إستقرار الحشرات على العائل النباتي ، فإذا لم تستقر هذه الحشرات تظل محتفظة ببعضها وقدرتها على الطيران .

ويحدث الإخفاق نتيجة لتحلل اللويقات لكل العضلات الجناحية الكبيرة سواء العضلات المباشرة أو غير المباشرة . يظل الغلاف العضلي موجودا ولكن الأنوية تصبح مبعثرة في السيتوبلازم . وهذا الإخفاق الذي من المحتمل التحكم فيه هرمونيا يكون مصحوبا بزيادة في حجم الأجسام الدهنية ، كما تسترد الأجنة في الفترات التناسلية تطورها والتي تثبط خلال فترة الطيران (ب. جونسون B. Johnson عامي ١٩٥٧ ، ١٩٥٩) .

ومن المعروف أنه تحدث نفس العملية في بعض أنواع البعوض كما في بعض سلالات الأيدينس *Aedes communis* وفي الذباب المنزلي التابع لجنس *Musca* وبعض الحشرات التابعة لعائلة Scolytidae و لجنس *Leptinotarsa* (من رتبة غمديات الأجنحة) وفي ملكات النمل والنمل الأبيض التي تسقط أجنحتها بعد طيران الزفاف القصير . وعموما فمن المعتقد أن اختزال العضلات يدعم احتياطي المخزون الغذائي داخل الجسم فهو وتطور البيض ، وقد لا يحدث ذلك في المن الذي يحتوى على وفرة من المواد الغذائية التروجينية ، ولا في بعض الحنافس مثل *Hydroporus Sitona* حيث يحدث اختزال للعضلات تحت الظروف غير المناسبة (جاكسون Jackson عام ١٩٥٢ ، ب. جونسون B. Johnson عام ١٩٥٧) .

وجود المادة المنتجة للطاقة : يمكن أن يحدث الطيران طويلا طالما توافرت المادة المنتجة للطاقة داخل جسم الحشرة لتقوم العضلات بأداء وظيفتها . ففي تجارب أجريت على الجراد الصحراوي وجد أن الوقود (المادة المنتجة للطاقة) في هذه الحشرة يكون كافيا لمدة عشر ساعات في المتوسط عن الطيران غير المتقطع بالرغم من إمكانية إطالة هذه الفترة كثيرا إذا تحلل الطيران فترات هبوط لتناول الغذاء ، كما يمكن إطالة فترة الطيران إذا تحلل فترات الطيران الشوط إنسياب الحشرة مع تيارات الهواء العاليه . وعادة تطول طلعات الطيران في الطبيعة عن المسافات المقدرة لها في التجارب ، فمثلا قدر الزمن الذي يستغرقه سرب من الجراد من جزر الكناري إلى جنوب بريطانيا طائرا في الهواء بحوالى ٦٠ ساعة .

وقد تم حساب مدى الطيران لحشرات أخرى على أساس عدد الأميال التي تقطعها طائرة في الهواء دون انقطاع (أنظر هوكنج Hocking عام ١٩٥٣) . فمثلا مدى طيران البعوض من جنس الأيدينس يقدر بحوالى ٢٠ - ٥٠ كم ويقدر في بعض الحشرات من جنس *Simulium* (من رتبة ثنائية الأجنحة) بأكثر من ١٠٠ كم . ولكن هناك شك في تطابق هذه الأرقام مع الأرقام الحقيقية التي يمكن تسجيلها في الطبيعة .

وبعض النظر عن تأثير المادة المنتجة للطاقة على بعض الحشرات المهاجرة فإنه من المشكوك فيه أن يكون لهذه المادة تأثير على حدود الطيران ؛ فالحشرات المهاجرة غالبا ما تستعمل الدهون كمواد منتجة للطاقة لاحتياجها إلى طاقة أعلى بالنسبة لوحده الوزن .

حالة التغذية : تقلل التغذية النشاط العام للحشرة عادة ، وهناك بعض الدلائل التي تشير الى تطبيق هذه القاعدة على نشاط الطيران في الحقل كما في حشرة *Nomadacris* (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ - أ) ، وتظل ذبابة الجلوسينا *Glossina* عديمة النشاط بعد تغذيتها على وجبة الدم وتصبح نشطة مرة أخرى عند هضم هذه الوجبة هضمًا جيدا . ومن الحالات المضادة لهذه القاعدة حالة الجراد الرحال حيث يتغذى هذا الجراد عندما يبدأ رحلته ، كما لوحظ في حشرة *Ascia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) حدوث عدد من طلعات الطيران القصيرة الخاصة بالبحث عن الغذاء والتي تقود في النهاية إلى الهجرة .

حالة النضج : عموما لا تعدد حالة النضج في الحشرة عملية الطيران ، ولكن هناك بعض الأدلة التي تشير إلى أن أنثى حشرة *Nomadacris* لا تكون قبل وضعها للبيض مستعدة للطيران وتسقط على النباتات وتنتشر عليها . وفي كثير من الحشرات مثل المن والجراد وحشرة *Ascia* يلاحظ أن طيران الهجرة لمسافات طويلة يحدث أساسا بعد فترة الاستعداد مباشرة وقبل أن تصبح هذه الحشرة ناضجة .

٦ - ١ العوامل المشجعة على الشروع في الطيران

Factors promoting take - off

من غير المتبع أنه عندما تكون الظروف مناسبة للطيران تحدث عملية الطيران بالضرورة . فبعض المنبهات تكون ضرورية لإحداث عملية الشروع في طيران الحشرات أولا ، ثم وجود الظروف الملائمة لهذه العملية وتكون النتيجة هي حدوث وإستمرار عملية الطيران .

وفي بعض الأحيان تحدث عملية الشروع في الطيران عندما تكون الظروف غير ملائمة للطيران المستمر وفي هذه الحالة يلاحظ أن الحشرة غالبا ما تهبط مباشرة .

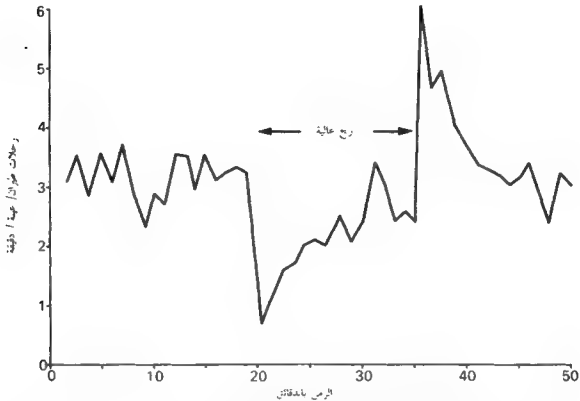
تسبب منبهات كثيرة ومختلفة بدء عملية الطيران في الحشرة وفي كثير من الحالات يظهر أن التغير في التنبية يكون أفضل من المستوى المطلق للتنبية ويظهر أهميته في هذا المجال .

المنبه الضوئي والبصري : هناك دلائل تشير إلى أن الطيران يمكن أن يبدأ في بعض الحشرات بواسطة كثافة ضوئية معينة . وقد وجد أنه من المحتمل أن تنبه حشرة *Anax* (من رتبة الرعاشات) لتشرع في الطيران في وجود كثافة ضوئية منخفضة في البيئة (كوربيت ، لونج فيلد ، مور Corbet, Longfield & Moore عام ١٩٦٠) . وفي ذبابة *Colliphora* يزداد تواتر الشروع في الطيران في وجود كثافة ضوئية أعلى من الحد الأدنى (دجي Digby عام ١٩٥٨ - أ) .

ومن ناحية أخرى يلاحظ أن التغير في الكثافة الضوئية يعتبر منبه هام في بعض الحشرات ، فالجراد يندفع عادة في الطيران بعد حدوث تغيرات في الكثافة الضوئية في الأيام ذات السحب المتقطعة . أما الزيادة أو النقصان في الكثافة الضوئية فإنها تكون مؤثرة بوضوح بالرغم من استحالة فصل تأثيرات الضوء والحرارة عن بعضها في هذه الحالات (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ - أ ، والوف وريني Waloff & Rainey عام ١٩٥١) . ويبدأ الطيران الليلي للجراد الصحراوي بعد حوال نصف ساعة من غروب الشمس بفض النظر عن باقي الظروف ، ومن المحتمل أنه في هذه الحالة يكون الانخفاض السريع في الكثافة الضوئية مشجعا على الشروع في الطيران (روفي Roffey عام ١٩٦٣ ، والوف Waloff عام ١٩٦٣) .

قد تشجع المنبهات البصرية (غير التغيرات في الكثافة الضوئية) عملية الشروع في الطيران في بعض الحشرات المتطفلة أو المفترسة . وتوضح النتائج أن حركة جسم في المجال البصري لذبابة الجلوسينا *Glossina* يسبب عملية الشروع في طيران الذبابة والاقتراب من المائل . وبالمثل فإن الذبابة المتطفلة *Pachyophthalmus* التي تكتشف عش عائلها *Eumenes* (من رتبة غشائية الأجنحة) بملاحقة الزنبور يمكنها أن تتواجد في الأماكن المفضلة لها وتنبه

للطيران عن طريق أى حشرة أخرى تطير في مدى حوالى قدمين ، وتستمر الملاحقة فقط إذا ما كانت الحشرة التى مرت عليها هي *Eumenes* وإلا فإنها تهبط مرة أخرى (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ - ج) .

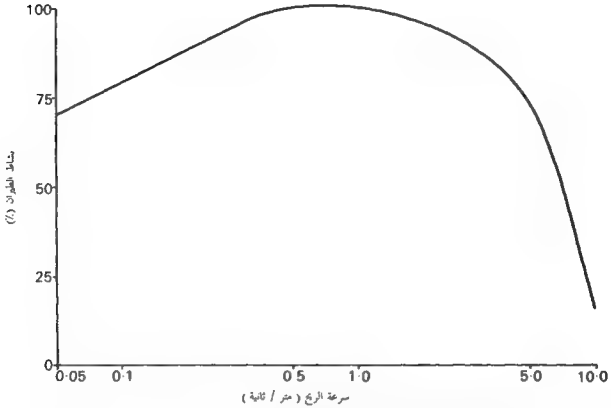


شكل (٦-٣) : متوسط نشاط الطيران في مجموعة من الذباب التابع لجنس *Calliphora* عند سرعة ريح تقدر بنصف متر في الثانية وعدد فترة قصيرة مقدارها ٣ متر / ثانية (عن ديكبي 1958 عام ١٩٥٨ - ب) .

وكثير من الحشرات التابعة لفصيلة *Asilidae* والرعاشات *Dragonflies* يمكنها القبض على فريستها بالانقباض عليها من أماكنها المفضلة التى تتواجد فيها ويتم ذلك عندما تصبح الفريسة على مقربة كافية منها (كوربت ، لونغ فيلد ، مور Corbet, Long Field & Moore عام ١٩٦٠ ؛ أولد رويد Oldroyd عام ١٩٦٤) .

سرعة الرياح : من المعتقد أن الرياح العالية تثبط الشروع في الطيران مسببة التصاق جسم الحشرة بقوة كبيرة بالأرض أو بالجسم الذى تجثم عليه . وهذه الحقيقة يمكن ملاحظتها في المن ولكن لفترات قصيرة فقط . أما عند استمرار الرياح العالية فإن المن يشرع في الطيران بعض النظر عن سرعة هذه الرياح . ويعتقد وجود بعض درجات من التكيف للرياح العالية حيث أن التجارب التى أجريت على ذبابة *Calliphora* قد بينت حدوث ذلك ، فبعد الزيادة المفاجئة في سرعة الرياح يشرع الذباب في الطيران بتواترات أقل ولكن تزداد عدد طلعات الطيران باضطراب بالرغم من علو الرياح (شكل ٦-٣) . ويعتقد بأن سرعات الرياح التى أقل من ٧ متر / ثانية لها تأثير منه على ذبابة *Calliphora* حيث تزيد من عدد الذباب الذى يشرع في الطيران ، ولكن عند زيادة سرعة الرياح عن

هذا الحد فإن اعداد الذباب الذى يعد نفسه للطيران يقل بدرجة ملحوظة (شكل ٦-٤) (ديجبى Digby عام ١٩٥٨ - ب) .



شكل (٦-٤) : نشاط الطيران لذبابة *Calliphora* وعلاقته بسرعة الريح . الأرقام على الرسم هى نسب مئوية للنشاط عند نصف متر / ثانية وتبين النشاط بعد ٣٠ دقيقة من تغير هذا المستوى (من ديجبى Digby عام ١٩٥٨ - ب) .

ويؤدى الانخفاض المفاجئ في سرعة الرياح إلى زيادة مفاجئة في عدد الحشرات التى تشرع في الطيران ، ففي ذبابة *Calliphora* ظهر أن عدد الحشرات التى تشرع في الطيران يكون أكبر بكثير من العدد المتوقع نتيجة العلاقة البسيطة بين سرعة الرياح ونشاط الطيران الموضحة سابقا (شكل ٦-٣) . ويعتقد من ذلك أن الانخفاض في سرعة الرياح له أهمية بغض النظر عن هذه السرعة .

وقد استنتج كيندى (Kennedy عام ١٩٥١) أن هذه الحقيقة يمكن أن تطبق أيضا على الجراد الصحراوى . وعكس ما سبق يمكن تطبيقه على الجراد *Locusta* حيث يوجد اقتراح بين أن الرياح المصحوبة بعواصف رعدية قوية ومفاجئة تنبه الشروع في الطيران ويمكن أن تزداد هذه الحالة نتيجة التأثيرات الباردة المفاجئة الناتجة من الرياح لتكون أكثر تأثيرا من التأثير المباشر للرياح نفسها . مما تقدم يمكن القول أن التغيرات في درجات الحرارة التى تلى التغيرات في سرعة الرياح تؤثر أكثر من الرياح نفسها على تشجيع الحشرات في الشروع في الطيران (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ - أ) .

الرطوبة : هناك اعتقاد من التجارب الحقلية أن طيران الجراد يبدأ عند ارتفاع الرطوبة مثل الحالة التي تسببها الرياح الرطبة التي تهب من الأماكن الرطبة إلى الأماكن الجافة ، ولكن لا يوجد اتفاق عام حول هذا الموضوع (دافى ١٩٥٩) .

الشم : تنبه بعض الحشرات للشروع في الطيران عندما تشتم روائح خاصة حيث تطير الحشرات متجهة إلى مصدر هذه الروائح . وقد أظهرت التجارب الحقلية والمعملية أن رائحة العائل تنبه ذبابة *Glossina medicorum* للشروع في الطيران (تشابمان Chapman عام ١٩٦١) . وقد تنطبق هذه الحقيقة على بعض الحشرات الأخرى الماصة للدماء . في نفس الاتجاه يلاحظ أن بعض ذكور الفراشات تنبه للشروع في الطيران بواسطة فرمون تفرزه إناث نفس النوع .

الحواوة : إن التغيرات الحادة في الحرارة تشجع النشاط العام للحشرات ، وهناك دلائل واضحة تشير إلى إمكانية تطبيق ذلك أيضا على نشاط الطيران في الحقل . وغالبا تحت هذه الظروف يصاحب تغيرات الحرارة تغيرات أخرى في سرعة الرياح أو في الكثافة الضوئية مما يستحيل فصل تأثيرات المنبهات المختلفة عن بعضها في الطبيعة نظرا لتداخلها (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ — أ) .

في ذبابة *Calliphora* وجد أن زيادة درجة الحرارة عد معدل ٥٥ م / الدقيقة يقلل الشروع في الطيران في البداية ولكن بالتتابع يلاحظ حدوث زيادة في طلعات الطيران عند ارتفاع درجات الحرارة (ديجبي Digby عام ١٩٥٨ — أ) .

المنبهات الأخرى : كثير من المنبهات المختلفة يمكنها أن تنشط الشروع في طيران بعض أنواع الحشرات . فالأعاج الذي تحدنه الحيوانات الأخرى في البيئة مثلا يعتبر في بعض الأحيان مهما ، كما أن طيران بعض الجراد يعتبر عاملا منبها لباقي الجراد على الطيران ، وبالتالي فإن تنبيه جرادة واحدة للشروع في الطيران بإثارتها آليا يعقبه طيران باقي الجراد الذي ينبه عن طريق البصر أو السمع .

وتحت بعض الظروف يمكن للحشرات أن تشرع في الطيران في حالة ألفياف الكامل للمنبهات الخارجية ، وفي هذه الحالة يجب أن يؤخذ في الاعتبار المنبهات الداخلية . ولا ينطبق هذا القول على المشاهدات التي لوحظت على سلوك الحشرات المفترسة مثل تلك التي تتبع فصيلة *Asilidae* حيث تحرك هذه الحشرات السطح المتصقة عليه بين الحين والآخر في حالة عدم ظهور الفريسة . وهذا يظهر الدور القيادي للمنبهات الداخلية ولكن يستحيل إغفال الدور الذي تلعبه المنبهات الخارجية في هذه الحركات .

٦ — ٢ المنبهات التي تقود إلى هبوط الحشرات الطائرة

Stimuli leading to landing

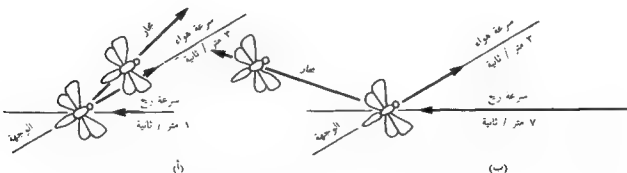
لا يوجد غير قليل جدا من المعلومات المتاحة عن العوامل المسببة لهبوط الحشرات الطائرة ، ولكن المبوط في أي وقت يعتمد على ما إذا كان للحشرة فرصة لإحداث ذلك أم لا . ويمكن أن يحدث المبوط إذا كانت الحشرة قريبة جدا من الأرض حيث يمكنها التحكم في حركتها الذاتية .

وحيث أن الطيران المستمر يحدث فقط تحت بعض الظروف ، فإن حدوث إختلاف في هذه الظروف بطريقة معاكسة يؤدي إلى هبوط الحشرات ، ويحدث هذا مثلا عند إنخفاض درجة الحرارة إلى أقل من الحد الأدنى اللازم للطيران ، كما يحدث الهبوط سريعا إذا حدث شروع في الطيران تحت الظروف دون المفضلة .

من جهة أخرى تهبط الحشرات عادة بالرغم من استمرار الظروف البيئية المناسبة للطيران . وقد تنشط عملية الهبوط بواسطة منبهات خاصة تختص بها كل حشرة . فمثلا تتنبه النحلة الجامعة للغذاء للبحث والهبوط على الزهرة بواسطة الرائحة واللون الملائمين ، ولو أنها بعد الشروع في الطيران مباشرة من زهرة وهبوطها على أخرى فإن هذا الهبوط ينتج من تغيرات في الاستجابات للحشرة نفسها . ويلاحظ في المن وبعض الحشرات الأخرى ذات الانتحاء الضوئي الموجب والحام في حالة الشروع في الطيران أن هذه الحشرات تصبح ضعيفة الاستجابة لهذا المؤثر ، بل قد ينعكس هذا الإنتحاء عندما تتحرك الحشرات في اتجاه النباتات المزروعة . وينشأ التغير في السلوك من خلال التغير في آلية الاتزان العصبي المركزي التي تتأثر بكميات الطاقة المختلفة (كيندى وبوث Kennedy & Booth عام ١٩٦٣ - أ) . وتؤثر عملية الطيران نفسها على هذا الاتزان حيث أنه بعد فترة من الطيران يكون المن أكثر استعدادا للهبوط على أوراق النباتات . وكلما طالت فترة الطيران يزداد استعداد المن للهبوط . وأخيرا يمكن القول أن عملية الطيران نفسها تحت الحشرة على الهبوط (كيندى وبوث Kennedy & Booth عام ١٩٦٣ - ب) .

٦ - ٣ سرعة الطيران Speed of flight

يمكن قياس سرعة حشرة ما أثناء الطيران بمقدار حركتها بالنسبة للأرض وسرعتها الأرضية أو حركتها بالنسبة للهواء والسرعة الهوائية . وتعتمد السرعة الأرضية على السرعة الهوائية وسرعة الرياح واتجاه الحشرة بالنسبة للرياح . فإذا كانت السرعة الهوائية أعلى من سرعة الرياح فإن الحشرة يمكنها الاتجاه بأى زاوية إلى الرياح وتتحرك للأمام (شكل ٦ - ٥ أ) بالرغم من أن مرورها بالنسبة للأرض لا يتفق عموما مع الاتجاه المطلوب . أما إذا كانت السرعة الهوائية أقل من سرعة الرياح فإن الحشرة تتحرك في اتجاه الرياح بغض النظر عن وجهتها (شكل ٦ - ٥ ب) .



شكل (٦-٥) : رسوم تخطيطية تبين العلاقات بين الواجهة والجزء واتجاه الريح (أ) عندما تصل سرعة الهواء سرعة الريح . (ب) عندما تكون سرعة الهواء أقل من سرعة الريح .

وتبين المشاهدات العملية والحقلية على الجراد الصحراوي أن لهذه الحشرة سرعة هوائية تتراوح ما بين ١٥ — ٢٠ كم / ساعة وتصبح هذه السرعة هائلة بعد الشروع في الطيران ثم تهبط إلى مستوى ثابت .

وقد أظهرت التجارب أن الطيران الدائري بدون انتظام قد سجل عند سرعة هوائية حوالى ٩ كم / ساعة لنحل العسل وبعض الذباب من عائلة فصيلة *Tabanidae* ، وعند سرعة هوائية تتراوح ما بين ٣ — ٤ كم / ساعة للبعوض من جنس *Aedes* . وتقرح المشاهدات الحقلية سرعات هوائية لحشرات أخرى من نفس الرتبة بسرعات عظمى ومسافات قصيرة تقدر بضعف هذه القيم تقريبا (هوكنج Hocking عام ١٩٥٣) .

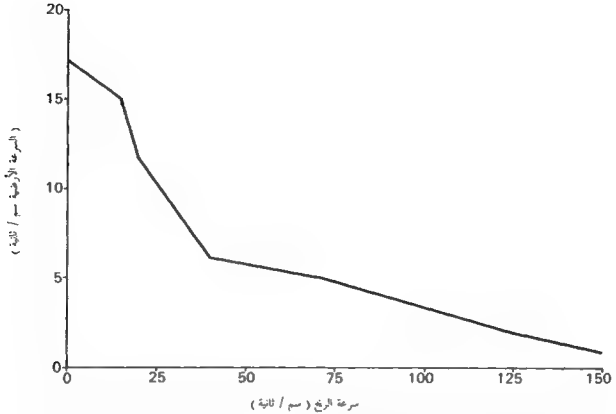
إذا تحركت الحشرة في اتجاه الرياح فإن سرعتها الأرضية قد تصل إلى سرعتها الهوائية ، ولكن في حالة الحركة ضد الرياح فإن اتجاه الحشرة يكون عكسيا . وهناك دلائل تشير إلى أن الحشرات يمكنها تنظيم سرعتها الأرضية بضبط سرعتها الهوائية إلى حد ما ، ويتضح ذلك في بعض الحشرات المرفقة مثل ذباب السرفس (من رتبة ثنائية الأجنحة) ونحل العسل (من رتبة غشائية الأجنحة) وحشرة *Macroglossa* (من رتبة حرشفية الأجنحة) وفي حشرات أخرى مثل تلك التى تتبع رتب ثنائية وجلدية الأجنحة التى تشكل مستعمرات . ولهذه الحشرات القدرة على أن تظل الرياح ساكنة على بقعة واحدة بالرغم من التغيرات في سرعة الرياح ، ويتضمن هذا إتزان السرعة الهوائية ضد سرعة الرياح . وتحافظ الحشرة على موقعها بتركيز بصرها على بعض الأشياء الثابتة في البيئة .

ويحدث ضبط السرعة الهوائية أيضا عند التقدم للأمام مع الرياح . فمثلا في الهواء الثابت تكون سرعة بعوضة الأيذس ١٧ سم / ثانية ، أما عندما تصل سرعة الرياح إلى ٣٣ سم / ثانية فإن السرعة الهوائية للحشرة تزداد إلى ٤٩ سم / ثانية ، وهنا تكون السرعة الأرضية أقل قليلا منها في حالة الهواء الثابت حيث تهبط إلى حوالى ١٦ سم / ثانية . ويمكن تعويض الزيادة التالية في سرعة الرياح بالسرعة الهوائية الزائدة ، وهنا يمكن للحشرة أن تحافظ على حركتها الأمامية ضد الرياح بالرغم من الانخفاض التدريجي في السرعة الأرضية (شكل ٦ — ٦) .

تقرح المشاهدات التى أجريت على نوعين من الحشرات هما *Ascia* والجراد من جنس *Locusta* أن السرعة الهوائية تنظم للمحافظة على سرعة أرضية ثابتة ومعتدلة بالرغم من التغيرات في سرعة الرياح (كيندى Kennedy عام ١٩٥١ ، نيلسن Nielsen عام ١٩٦١) . ويعتقد أن هذا التحكم يتضمن تفاعل حركى بصرى . فالحشرة تفضل ادراك حركة الصور الخلفية عبر العين من الأمام إلى الخلف عند معدل حركة متوسط . وهناك اعتقاد أن ادراك السرعة الهوائية قد يكون من خلال تنبيه عضو جونستون في قرن الاستشعار ، وهذه التغيرات في التنبيه تقود إلى تغيرات في تواتر ضربات الجناح .

٦ — ٤ نماذج الطيران Types of flight

ينقسم نشاط الطيران إلى قسمين هما : الطيران العادى الذى يختص بالتنفيذ والتلقيح ، وطيران الهجرة والذى فيه تمجد هذه الأنشطة النامية وبالتالي يمكن السيطرة على سلوك الطيران . ولا يوجد فصل واضح بين هذين النموذجين من الطيران حيث يمكن أن يهتف أحدهما في الآخر . فمثلا في النمل الأبيض تقود هجرة الأفراد المجنحة من العش إلى حدوث التلقيح . وبالعكس فإن الطيران العادى للبحث عن الغذاء لحشرة *Ascia* تطول تدريجيا إلى



شكل (٩-٦) : السرعة الأرضية للمعوضة المصرية *Aedes aegypti* عند الطيران في رياح مختلفة القوى . لاحظت السرعة الهوائية وبالتالي تسقط السرعة الأرضية بسرعة كما هو متوقع (عن كليمنتس عام ١٩٦٣) .

أن تبدأ هذه الحشرة في الهجرة . وقد يقود أى نموذج من هذين النموذجين إلى انتشار الحشرات ولكن الهجرة قد تكون أكثر أهمية حيث تُحمل هذه الحشرات إلى موطنها .

٦ - ٤ - ١ الطيران العادى

يعرف الطيران العادى بأنه التحركات المحدودة والموضعية للحشرات للبحث عن الغذاء أو للتلقيح أو لإيجاد المكان المناسب لوضع البيض أو للفرار من أعدائها في البيئة وبالتالي فإن هذا الطيران قد يظهر تبايناً كبيراً في طوله واتجاهه . فقد لا يتعدى هذا الطيران في بعض الحشرات من مجرد الانتقال من زهرة إلى أخرى في حيز محدود ، وقد تزيد تحركات الحشرات عن عدة كيلو مترات كما في حالة انجذاب بعض ذكور الفراشات للإناث . وفي حالات أخرى قد يؤدي الطيران العادى إلى عدم حدوث رحيل بالمرّة كما في حالة أسراب التلقيح لذكور البعوض والحشرات التابعة لرتبة جلدية الأجنحة والسلوك المحلى لبعض ذكور الرعاشات . فمثلاً تطير ذكور حشرة *Tholymis lillarga* (من رتبة الرعاشات) لأعلى ولأسفل على مدى ضيق من الماء لتقود الذكور الأخرى ، وبالرغم من وجود تفاصيل جيدة عن نشاط الطيران إلا أنه لا يوجد رحيل مؤثر وواضح لهذه الأفراد ، ولو أن هذا السلوك يقود إلى بعض التشبث للنوع عن طرق قيادة الذكور الأخرى على مدى محدد من الماء (كهوبت ، لونج فيلد ، مور Corbet, Langfield & Moore عام ١٩٦٠) .

للرؤية أهميتها في بعض حالات الطيران العادي ، حيث يُوجه نحل العسل وأبو دقيقات إلى الأزهار ويكون للون وحجم الأزهار أهمية كبيرة . وبالمثل قد توجه الحشرات المفترسة مثل تلك التي تتبع رتبة الرعاشات والحشرات الماصة للدم إلى غذائها عن طريق الرؤية . وقد تلعب الرؤية أيضا دوراً في عملية التلقيح كما في الحشرات التابعة لجنس *Hypolimnus* (من رتبة حرشفية الأجنحة) .

تلعب حاسة الشم دوراً أيضاً في توجيه الطيران ، فالحشرة المحمولة مع الرياح تحمل بعض الروائح الخاصة كما في سلوك التلقيح لبعض الفراشات وعند البحث عن العائل بواسطة بعض الأنواع من ذباب الجلولسينا . وقد يؤدي بخار الماء في الجو إلى نفس التأثير حيث يتحرك الجراد للطيران في الجو الرطب . وقد يحدث الانجذاب إلى الرياح في هذه الحالات بواسطة حاسة الابصار ، ومن الممكن أيضاً بواسطة تنبيه قرون الاستشعار أو (كما في الجراد) بواسطة قواعد شعيرات علبة الرأس .

تظهر معظم الحشرات عند إزعاجها ، وفي بعض الحشرات ترتبط التماذج المختلفة من الطيران برد الفعل الخاص بالفرار ، فمثلاً الجراد الصحراوي الذي يعيش معيشة إنفرادية ينطلق كالسهم في الهواء ثم يحط على الأرض بسرعة كبيرة . وغالباً تظهر الحشرة الفرارة بطريقة ضالة وبتواتر عال أو بسرعة ارتفاع عالية (كالأهان Callahan عام ١٩٦٥) أو أنها تطارد كما في بعض الفراشات . ويلاحظ أن السرعة العالية تؤدي إلى الهبوط على الأرض سريعاً . ومن المحتمل أن تكون المنبهات التي تؤدي إلى هذه الاستجابة في العادة إما حاسة الإبصار أو منبه آلى ، كما تستجيب بعض الفراشات التي تطير ليلاً للمؤثرات الصوتية التي تصدرها الاعداء الحيوية التي تطاردها .

٦ - ٥ الهجرة Migration

في طور الحشرة الكاملة لكثير ، بل لمعظم الحشرات توجد مرحلة من حياة هذا الطور يسيطر فيها نشاط الطيران على جميع مظاهر السلوك الأخرى . ويسمى الطيران الذي يحدث خلال هذه الفترة بالهجرة . وغالباً ما يبدأ هذا الطيران مباشرة بعد فترة زمنية قصيرة من خروج الحشرة الكاملة . وتتراوح هذه الفترة ما بين أيام قلائل في معظم حشرات المن وما بين ١٥ - ٣٠ ساعة في حشرة *Ascia* .

بعد هذه الفترة تصبح الحشرة ناضجة وعندئذ يمكن حدوث الطيران العادي أو تضمحل عضلات الطيران في بعض الحشرات وبالتالي لا يحدث طيران بعد ذلك بالمرّة . في بعض الأحيان تحدث الهجرة بعد فترة طويلة قضتها الحشرة في دور السكون . في حشرة *Eurygaster* (من متجانسة الأجنحة) تحدث الهجرة من وإلى المكان الذي تقضي فيه فترة بياتها الصيفي عندما تحط نهائياً في المكان المناسب لتهيئتها . وفي النهاية يلاحظ أيضاً هجرة أعداد من الحشرات عندما تصبح ناضجة . ويمكن تطبيق ذلك على بعض تحركات الجراد وعلى حشرة *Catopsilia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) (أنظر ويليامز Williams عام ١٩٥٨) وعلى بعض أنواع من الرعاشات (*Corbet* , Longfield and Moore عام ١٩٦٠) .

وتعتبر الهجرة آلية تشتت وإنتشار وتضم دائماً الإناث وليس بالضرورة ذكور الحشرات ، وعموماً فإن هذا يعتمد أساساً على سلوك التلقيح للأنواع المختلفة . ففي الجراد الصحراوي *Schistocerca* تحدث الهجرة لكلا الجنسين أما في حشرة *Eurygaster* فإنها تطير ذكوراً وإناثاً إلى المكان الذي تقضي فيه البيات الصيفي ثم بعد ذلك

تعود الإناث فقط إلى بيتها الأصلية . وفي حشرة *Rhyacionia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) تهاجر الإناث فقط بعد أن تكون قد لقت ، أما الهجرة في المن فإنها تحدث للإناث التي تتوالد بكرياً .

٦ - ٥ - ١ اتجاه الهجرة

يتأثر اتجاه الهجرة بشدة بسرعة الرياح واتجاهاتها ، حيث تزيد سرعة الرياح كلما إرتفعنا عن سطح الأرض ، وبالتالي فإنه توجد طبقة من الهواء قريبة من سطح الأرض تكون فيها سرعة الهواء مقاربة لسرعة الرياح بينما في المستويات الأعلى يكون العكس صحيحاً . فالطبقة التي فيها سرعة الرياح منخفضة نسبياً تسمى الطبقة المتاخمة ويختلف سمكها باختلاف الحشرات ذات السرعات الهوائية المختلفة وبوجود الحياة النباتية في المنطقة وأنواع هذه النباتات وبسرعة الرياح . في هذه الطبقة المتاخمة يمكن للحشرة أن توجه نفسها في أى اتجاه ويصعب تحقيق ذلك في الطبقات الأعلى .

الهجرة خلال الطبقة المتاخمة تحدث الهجرة لبعض الحشرات خلال الطبقة المتاخمة لسطح الأرض وبالتالي فإن اتجاه الطيران يتم التحكم فيه بواسطة الحشرة نفسها . فقد لوحظ أن حشرة *Ascia monuste* تطير في ولاية فلوريدا بالولايات المتحدة الأمريكية على ارتفاع منخفض يتراوح ما بين ١ - ٤ متر أعلى سطح الأرض ، حيث تطير تحت ظروف الحماية من الرياح . علاوة على ما سبق فإن هذه الحشرة تطير بقوة ويمكنها الطيران عكس اتجاه الرياح بسرعة ١٠ كم / ساعة وبالتالي يمكن القول أن حركات هذه الحشرة لا تتأثر كثيراً باتجاه الرياح . ويوجه الطيران من المستعمرات الساحلية إلى الشمال أو الجنوب في نفس الوقت ، ويعتقد في هذه الحالة أن اتجاه الهجرة يحدد سلوك الحشرة قبيل الهجرة مباشرة . في نفس الوقت تغذي الحشرة على الأزهار المنتشرة على طول الساحل الممتد من الشمال للجنوب . مما تقدم يلاحظ حدوث بعض النزعات الخاصة بالطيران الغدائي (الطيران بحثاً عن الغذاء) على فترات ، ويحدث ذلك أثناء طيران الهجرة في الاتجاه الجنوبي أو الشمالي . وقد يصبح اتجاه الطيران ثابتاً كرد فعل لقرص الشمس أو بالتوجيه عن طريق الضوء المستقطب . وفي هذا الاتجاه يصبح النظام العام لطيران الهجرة محدداً .

تحدث هجرة حشرة *Melolontha* أيضاً خلال الطبقة المتاخمة للأرض ، وفي هذه الحالة تطير الخنافس من المكان الذي خرجت منه من العذاري إلى المكان المحتوي على أشجار الأخشاب والذي يبعد حوالي ميلين ، ويبدأ التوجيه عن طريق الرؤية حيث تثبت أعلى نقطة إبصار للحشرة أثناء الطيران على المكان المتجه إليه والمحتوي على الخشب ، ثم يظهر أثناء الطيران عامل آخر بخلاف الرؤية وهو التوجيه عن طريق الشمس أو الضوء المستقطب المنبعث من السماء . وتذكر الحشرة هذا التوجيه حيث تعود فترة في الاتجاه المعاكس بهدف الوصول إلى المكان الأول الذي تفضله لقضاء دورة حياتها (شيدر Schneider عام ١٩٦٢) . مما تقدم يمكن القول أن الهجرة التي تحدث خلال الطبقة الهوائية المتاخمة للأرض تبدأ أولاً بتوجيه نتيجة عدة عوامل ولكنها بعد فترة وجيزة من حدوثها توجه بواسطة الشمس أو الضوء المستقطب .

التوجيه خارج الطبقة المتاخمة : لوحظ أن أنواع الحشرات التي تطير طبيعياً بقصد الهجرة في الطبقة المتاخمة لسطح الأرض ، يمكنها أيضاً في بعض الأحيان أن تطير أيضاً خارج هذه الطبقة ، فقد لوحظ أن حشرة *Ascia monuste* من الأرجنتين تطير مهاجرة على جميع المستويات حتى ٥٠٠٠ قدم أعلى سطح الأرض . فعلى المستويات

المنخفضة يكون التوجيه متباينا بالنسبة للرياح أما في حالة الطيران العالى فإن التوجيه يتأثر باتجاه الرياح (أنظر هايوود Haywood عام ١٩٥٣) . ويمكن تطبيق ذلك أيضا على الجراد ؛ فمثلا بعد خروج الحشرة الكاملة من جنس *Nemadaeris* يحدث الطيران بكثافة منخفضة نسبيا وفي مدى لا يتجاوز ٢٠ قدم من سطح الأرض . وهذا الطيران يلاحظ فقط في حالة وجود سرعة رياح منخفضة حيث يمكن للحشرة أن توجه نفسها أثناء الطيران ضد إتجاه الرياح ، وهذا يقود إلى تركيز الجراد في مكان معين وتجميعه على هيئة أسراب .

في حالة الطيران الليلي للجراد الانفرادى من جنس *Schistocerca* لا يظهر التوجيه بالرياح إذا كانت سرعتها أقل من ٢٥ متر في الثانية أو أقل ، ولكن عند زيادة سرعتها عن هذا الحد يظهر تأثيرها على إتجاه طيران الحشرة . وقد وجد أن السرعة الهوائية للجراد تبلغ حوالى ٣ متر في الثانية وهذه الملاحظة توضح أنه في الطبقة المتاخمة عندما تبلغ السرعة الهوائية سرعة الرياح تصبح الحشرة قادرة على التحكم في إتجاهها أثناء الطيران ، ولكن خارج الطبقة المتاخمة ومع وجود الرياح وسرعة هواء عالية تصبح الحشرة تحت رحمة الرياح ، مع ملاحظة أن صور الأشياء التى تقع على عين الحشرة لها دور فعال في هذا الموضوع أثناء النهار ، أما في الليل فلا يمكن حدوث رد فعل بصرى ولكن سرعة الرياح تعتبر هى العامل الأساسى (روى Roffey عام ١٩٦٣ ، والوف Waloff عام ١٩٦٣) . أما سلوك اسراب الجراد فإنه ذو طبيعة خاصة لوجود صفة التجمع فيها وبالتالي فإن هذا موضوع آخر مستقل .

للمن سرعة هوائية تقدر بحوالى ٠٦ متر في الثانية وبالتالي فإن طيران هذه الحشرات في الطبقة المتاخمة يصبح غير طبيعى نسبيا ، وعند بداية الطيران فإنها ترتفع بزاوية ميل كبيرة ويرجع ذلك إلى رد الفعل الإيجابى الضوى للضوء ذى الموجات القصيرة ، وبالتالي فإن هذه الحشرات تُحمل بسرعة فوق الطبقة المتاخمة وتنقل بواسطة الرياح . كثير من الحشرات الأخرى التابعة لرتب الرعاشات وغمديات وحشفية وثنائية الأجنحة تقذف بنفسها فوق الطبقة المتاخمة بنفس الطريقة السابق ذكرها ويحدد إتجاه الهجرة بحركات كتلة الهواء الذى تعمد الحشرات نفسها فيه أثناء الطيران (أنظر جونسون Johnson عام ١٩٦٦ ، فرنش French عام ١٩٦٥) .

القسم الثالث

البطن ، التاسل والتطور

*The abdomen, reproduction
and development*

الفصل السابع

البطن THE ABDOMEN

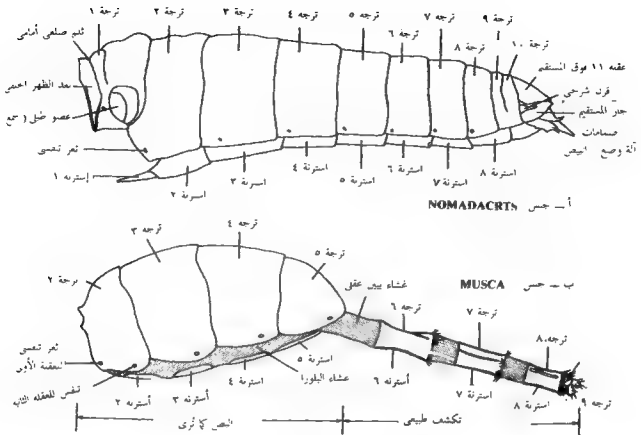
تعقيل منطقة البطن في الحشرات أكثر وضوحاً عن تعقيل منطقتي الرأس والصدر . وتركيب البطن من عدد من العقل المتماثلة في التكوين ، ولكن العقل الموجودة بالطرف الخلفي قد تتحول إلى أعضاء تناسلية أو آلة وضع للبيض . العقل الموجودة بالطرف الأمامي متماثلة تقريباً في تركيبها العضلي حيث تكون هذه العضلات مسئولة عن عمليات انضغاط وامتداد البطن أى الحركات المتعلقة بتهوية الجهاز القصى . عموماً فإن البطن تكون خالية من الزوائد إلا من تلك التي تحمل الزوائد التناسلية ، وكذلك يوجد زوج من الزوائد الجانبية تُسمى بالفرون الشرجية Cerci التي تحمل على أحد العقل الخلفية ووظيفتها في الغالب حسية . وتوجد في مجموعة الحشرات الغير مجنحة زوائد تسمى بالزوائد القبل تناسلية Pregenital appendages . أما البرقات المائية فغالباً تحمل خياشيم في حين أنه في كثير من يرقات الحشرات ذات التحول التام تحمل زوائد بطنية تسمى بالأرجل الأولية Prolegs أو الأرجل الكاذبة .

٧ - ١ تعقيل البطن Segmentation of the abdomen

٧ - ١ - ١ عدد العقل البطنية

تركيب البطن أساساً من إحدى عشر عقلة بالإضافة إلى عقلة خلف الدبر Post - segmental telson التي تحمل فتحة الشرج . هذا التركيب الكامل لا يظهر إلا في الحشرات الكاملة من رتبة أولية الذنب Protura وفي أجنة بعض الحشرات ذات التحول النصفى ، حيث أنه في جميع الحالات الأخرى توجد العقل على درجات مختلفة من الاختزال في عددها .

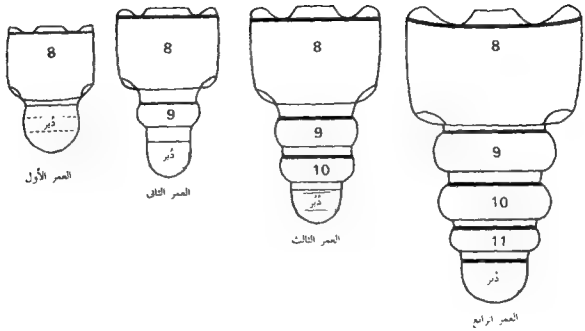
عموماً يكون تعقيل البطن أكثر وضوحاً في رتب الحشرات ذات التطور النصفى عن رتب الحشرات الأكثر تخصصاً أو ذات التطور التام . فمثلاً في حشرات فصيلة Acrididae تظهر الإحدى عشرة عقلة بوضوح (شكل ٧ - ١) في حين أنه في حشرات فصيلة Muscidae يمكن رؤية من اثنين إلى خمس عقل ، إذ أن العقل من السادسة إلى التاسعة متراكبة تلتصق داخلك العقل السابقة (شكل ٧ - ١ ب) . يشذ عن ذلك حشرات الكولمبولولا حيث تتركب البطن فيها من ست عقل سواء في الجنين أو في الحشرة الكاملة .



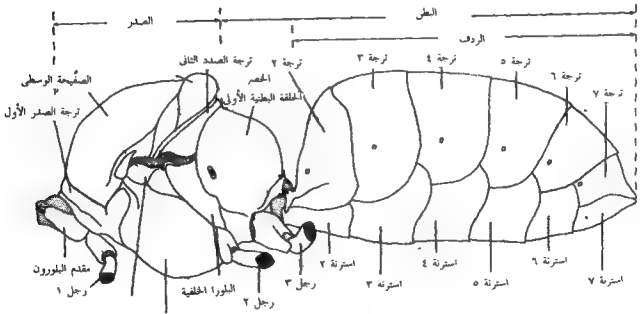
شكل (٧ - ٩) : مظهر جانبي للبطن في (أ) أنثى *Nomadacris* (ب) أنثى الذباب من جنس *Musca* مع ملاحظة أن العقل الطرفية معدلة - (عن Hewitt, 1914, Aebrecht, 1956)

فيما عدا الحشرات التابعة لرتبة أولية الذنب ، فإن كل الحشرات الأخرى عند الفقس يظهر بها العدد الأقصى للعقل البطنية . تتميز كل العقل بالجنين ويسمى هذا النوع من النمو بـ *epimorphic* التشكيل . أما حشرات رتبة أولية الذنب الخارجة من الفقس فتتركب البطن في عمرها اليرق الأول من ثمان عقل بالإضافة إلى الدبر ، أما العقل الثلاث الباقية فتضاف إليها عند الانسلاخ التالى حيث تنشأ عقلتان خلف البطنية الأخيرة وأمام الدبر (شكل ٧ - ٢) . هذا النوع من النمو يسمى النمو التصاعدي *anamorphic* .

وعموما فإن منطقة البطن تكون مميزة عن منطقة الصدر ولكن في حشرات رتبة غشائية الأجنحة تلتحم العقلة البطنية الأولى مع العقل الصدرية لتكون ما يعرف بالخصر *Propodeum* (شكل ٧ - ٣) . أما حشرات *Apocita* فلا يوجد الخصر بين منطقتى الصدر والبطن ولكن ينحصر بين العقلة البطنية الأولى وباقي حلقات البطن . أحيانا تتحول العقل البطنية الثانية إلى امتداد عصى يربط بين الجزئين ، أما منطقة البطن المنخفضة خلف الخصر فتعرف بالردف *gaster* (شكل ٧ - ٣) .



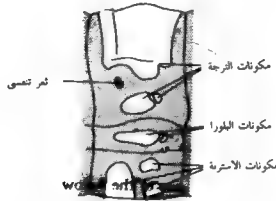
شكل (٧ - ٧) : رسم تخطيطي بين النمو التصاعدي للعنق البطنية الأخيرة في حشرة أولية *Protura*



شكل (٧ - ٣) : منظر جانبي لمغلفتي الصدر والبطن في نحلة الصل من جنس *Apis* (عن سونوجولي، Snodgrass، عام ١٩٥٦).

٧ - ١ - ٢ تركيب العقل البطنية

تركيب العقل البطنية النموذجية من ترجة Tergum وإسترنه Sternum وهما ذات تركيب متصلب ويتصلان معاً بغشاء يُسمى بالبلورا Pleura (شكل ٧ - ٦) . وفي كثير من يرقات الحشرات ذات التحول التام لا يحدث تصلب وبالتالي تركيب البطن من سلسلة من العقل الغشائية كما في كثير من يرقات رتبتي ثنائيه وغشائية الأجنحة وبعض يرقات غمدية الأجنحة ومعظم يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، والمناطق المتصلبة بالجسم في هذه اليرقات تكون عبارة عن مساحات صغيرة تحمل شعيرات حسية Trichoid sensilla . حتى في حالة وجود ترجات وإسترنات واضحة ، قد تنقسم هذه إلى عدد من الصليبات ، كما في يرقات Calosoma (رتبة غمدية الأجنحة) ، وفي حشرات أخرى قد تزداد درجة التصلب بوجود صليبات بغشاء البلورا (شكل ٧ - ٤) ، وهذه الصليبات قد تحمل زوائد ؛ فمثلاً الأقسام التناسلية في الحشرات ذات الذنب الشعري والخياشيم التنفسية في ذباب مايو على مثل هذه الصليبات .



١ (شكل ٧ - ٤) : منظر جانبي لعقلة بطنية في يرقات من جنس Calosoma (من Sandegras عام ١٩٣٥) .

وفي بعض الحالات قد تلتحم كل من الترجه والإسترنه والبلورا المكونه للعقل الواحد على هيئة حلقة كاملة ، ويبدو هذا واضحاً في العقل التناسلية في كثير من ذكور الحشرات كما في العقلة العاشرة في ذكور رتب الرعاشات ، ذباب مايو ، جلدية الأجنحة والعقل الحادي عشر في الحشرات التابعة لفصيلة Machilidae .

وعادة الجزء الخلفي لكل عقلة يتخطى الجزء الأمامي من العقلة التالية وأحياناً قد تلتحم العقل المتتالية كلياً أو جزئياً ، فمثلاً في الجراد من فصيلة Acrididae تلتحم ترجات العقلة التاسعة والعاشرة (شكل ٧ - ٥) . وفي بعض حشرات غمدية الإجنحة تلتحم ترجه العقلتين الثانية بالترجتين التاليتين مما يؤدي إلى محو الدورز بينهما .

وتحمل عقل البطن ثغر تنفسي على كل جانب وقد توجد هذه الثغور على غشاء البلورا (شكل ٧ - ٤) أو على جانبي الترجه أو الإسترنه (شكل ٧ - ١) .

وتوجد الفتحة التناسلية في ذكور الحشرات على العقلة التاسعة . أما في معظم إناث الحشرات فتفتح القناة الميضية على العقلة الثامنة أو التاسعة يشذ عن ذلك إناث حشرات رتبتي ذباب مايو وجلدية الأجنحة حيث توجد

الفتحة التناسلية خلف العقلة السابع . وتحدث تحورات عديدة للعقل التناسلية حيث تتحول في الذكر لتكوين جهاز التلقيح وكذلك تتحول في الإناث لتكوين آلة وضع البيض . ويتم ذلك بتصلب وتداخل العقل البطني الخلفي على طريقه التليسكوب .

لا يحدث عادة أى تحول للعقل البطني الأمامي ، أى أمام العقل التناسلية ولو أن العقلة البطني الأولى قد تكون غالبه أو مختزله وتكون العقلة البطني العاشرة عادة كاملة التكوين . أما العقلة الحادية عشرة فغالبا ما تظهر كفص ظهري تسمى بالصفحة الفوق شرجية epiproct ، وفصان جانبيين يعرف كل منهما بالصفحة الشرجية الخارجية Paraproct .

وفي رتبتي الحشرات Isoptera ، Plecoptera ، والحشرات التابعة Blattidae تختزل الصفحة الفوق شرجية وتلتحم مع ترجمه العقلة العاشرة أما في الحشرات التامة التحول فتختفى العقله الحادية عشر تماما وبالتالي تعتبر العقله البطني العاشرة هى العقله الطرفية .

وفي الحشرات المائية تحدث تحورات عديدة في العقل الطرفية ويكون ذلك مرتبط بالتففس .

٧ - ١ - ٣ عضلات البطن

في حالة العقل البطني ذات التركيب الغشائي ، كما في العديد من يرقات الحشرات ذات التحول التام ، تمتد معظم العضلات الطولية من الشنايا بين العقلية للعقل المتتالية (شكل ٧ - ٤) . ولكن في حالة الحشرات ذات الجليد المتصلب يزود النظام السابق الذكر بتعقيل ثانوى ، حيث تلتحم الصليبات بين العقلية مع الطرف الأمامى لترجه واسترنه العقلة السابقه مكونه ثنايا ضلعية أمامية antecostal ridge . وفي معظم الحشرات توجد العضلات الظهرية والبطنية في مجموعتين ؛ خارجيه وداخليه (شكل ٧ - ٥) ، وتمتد العضلات الداخلية بين الشنايا الضلعية الأمامية للعقل المتتالية وتساعد على تداخل العقل في بعضها . أما العضلات الخارجيه فعاده ما تكون قصيره حيث تربط فقط بين الخافه الخلفيه للعقله مع الخافه الأمامية للعقله التى تليها ، ونتيجه لوجود بعض التراكيب بين العقل فقد تكون أصول العضله في وضع خلف موضع إتصالها (شكل ٧ - ٥ ب) . وتبعا لذلك قد تعمل هذه العضلات كعضلات باسطة تؤدى إلى امتداد البطن وقد تزداد كفاءتها بوجود نموات جلدية apodeme ترتبط بها العضلات وبالتالي فإن سحب هذه العضلات يتوزع طوليا بدلا من أن يكون مائلا . وفي حالة غياب هذه العضلات الباسطة فإن امتداد البطن عادة يتم نتيجة لمرونة الجليد وتأثير من ضغط الدم على البطن . وترتبط العضلات الظهرية الخارجيه في النطاوط بشكل يؤدى إلى إنعاج جانبي البطن عند انقباضها .

كذلك توجد عضلات جانبيه تمتد عاده بين الترجه والاسترنه ولكن أحيانا قد تنشأ أو تنغمد في البلورا . وتأخذ العضلات الجانبيه عادة الوضع العقلي كذلك قد تأخذ مكانا بين عقلي ، وتعمل العضلات الجانبيه بانقباضها على ضغط عقل البطن ويتم إعادة إتساع البطن نتيجة لمرونة جدار الجسم وأيضا بتأثير ضغط الدم . ولكن في بعض الحشرات تعمل بعض العضلات الجانبيه كعضلات موسعه ، وهذا يتم مثلا عندما يحمل الأصل الترجي للعضلات

٧ - ٢ زوائد البطن

Abdominal appendages

تعتبر الحشرات عموماً متسلسلة عن أسلاف من الحيوانات المفصليّة عديدة الأرجل التي فيها تحمل كل عقله من عقلها زوج من أرجل مشي ، وتوجد في الحشرات أرجل نموذجية فقط على عقل الصدر ولا توجد أبداً على العقل البطنية ، ولكن قد تحمل البطن عدداً من الزوائد قد يستمد بعضها من زوائد أساسية كذلك توجد زوائد أخرى تعتبر كأعضاء ثانوية تمت بطريقة مستقلة عن الزوائد الأولية .

٧ - ٢ - ١ الزوائد الأولية

تحمل العقلة الحادية عشرة زوجاً من الزوائد هي القرون الشرجية Anal cerci وتنشأ من غشاء الصفيحة الفوق شرجية والصفيحة الشرجية الخارجية . وفي غياب العقلة الحادية عشرة تنشأ القرون الشرجية من العقلة العاشرة . وتوجد القرون الشرجية في الحشرات عديدة الأجنحة وفي الحشرات نصفية التحول فيما عدا hemipheroids ، وفي الحشرات تامة التحول توجد قرون شرجية في رتبة Mecoptera وربما أيضاً في Symphyta .

تتخذ القرون الشرجية أشكالاً مختلفة . قد تكون بسيطة غير مقسمة كما في رتبة مستقيمة الأجنحة (شكل ٧ - ١٧) ، أو مقسمة كما في رتبة الصراصير وقرس النمل (شكل ٧ - ٧ ب) ، وقد تكون قصيرة جداً أو طويلة حيطية متساوية ، أو أطول من طول الجسم كما في رتبة الدباب والذباب مايو وقد تعدى أشكال القرون الشرجية بداخل المجموعة الواحدة كما في فوق فصيلة Acridoidea (Uvarov عام ١٩٦٦) .

ووظيفة القرون الشرجية أساساً حسية حيث يتممصل عليها العديد من شعيرات حسية حيطية . وبالتالي تعمل هذه الشعيرات كأعضاء حس للمس أو لحركة الهواء ، وأحياناً قد تعمل كمستقبلات صوت .

وقد تختلف القرون الشرجية في ذكور وإناث الجنس الواحد وبالتالي يعتقد بأنه قد تكون لها وظيفة عند الجماع . فالقرون الشرجية في إناث Calliptamus (رتبة مستقيمة الأجنحة) تبدو مخروطية بسيطة الشكل أما في الذكر فتظهر طويلة ملفطحة وقد تحمل من ٢ - ٣ فصوص قيمة بها أسنان قوية متجهة إلى الداخل .

وفي يرقات العراشات من تحت رتبة Zygoptera تتحول القرون الشرجية إلى خياشيم تنفسية . أما في يرقات ذباب مايو فالقرون الشرجية « الريشية الشكل » تشترك مع الخيط الطرفي الخلفي في دفع الحشرة إلى الأمام في الماء .

ولا يستمر وجود الزوائد البطنية الأولية على العقلة العاشرة ، أما زوائد العقلتين الثامنة والتاسعة فتتحور غالباً إلى أعضاء تناسلية خارجية . وقد تحمل عقل البطن الأمامية زوائد ، ولكن من المتفق عليه أنها تنشأ فقط كزوائد عقلية في الحشرات عديدة الأجنحة .

الرأس التي تفتح بالشفة السفلى والتي تتصل بالأنبوبة البطنية بواسطة أهدود في الجليد بالخط الوسطى البطنية بمنطقة الصدر . كذلك تمكن الأنبوبة البطنية حشرات الذنب القافز من الالتصاق على سطح مائي إذ تمتاز هذه المنطقة من الجليد بقابليتها للإبتلال ، وتعتبر جميع اسطح جدار الجسم الأخرى طاردة للماء .

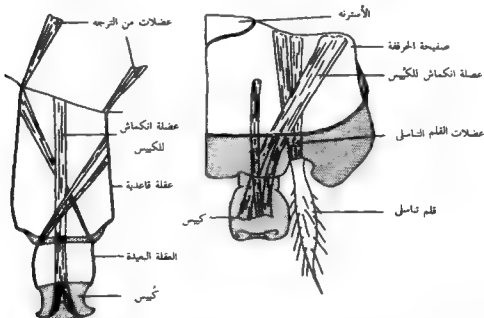
والوظيفة الثانية لحويصلات الأنبوبة البطنية هي إمتصاص الماء من البيئة الخارجية .

وفي حشرات ذات الذنب القافز تُكوّن زوائد العقلة الثالثة والرابعة البطنية الماسك **Retinaculum** والزائدة الشوكية **furca** اللذان تستعملان في الحركة .

رتبة أولية الذنب Protura : تحمل حشرات رتبة أولية الذنب زوج من الزوائد على الثلاث عقل البطنية الأولى . والزوائد الكاملة التكوين تتركب من عقلتين وبطرفها حوصلة قابله للقلب (شكل ٧ - ٨ أ) . وتحرك الزوائد بواسطة عضلات خارجية وداخلية وكذلك توجد بها العضلة الضامة للحوصلة .

ACERENTOMON (أ)

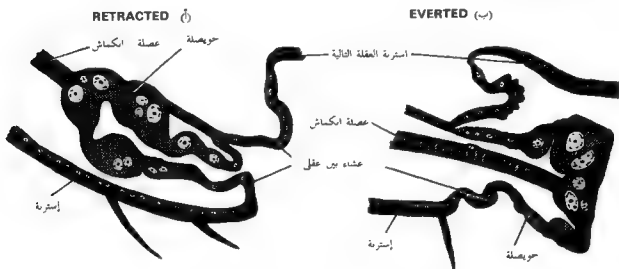
NESOMACHILIS (ب)



شكل (٧ - ٨) : زائدة بطنية في حشرة أولية Protura من جنس *Acerentomon* (أ) ، زائدة بطنية في حشرة من جنس *Nesomachilis* (ب) رتبة *Thysanura*

رتبة الذنب الشعرى وثنائيه الذنب Thysanura and Diplura : يوجد بالعقل البطنية من الثانية إلى التاسعة في الحشرات التابعة لفصيلة *Machilidae* ومن العقلة السابعة إلى التاسعة أو من الثامنة إلى التاسعة في الحشرات التابعة لفصيلة *Lepismatidae* ومن العقلة الأولى إلى السابعة في الحشرات التابعة لفصيلة *Japygidae* ومن العقلة الثانية إلى السابعة في الحشرات التابعة لفصيلة *Campodeidae* زوج من الأقلام الصغيرة تخرج من صلبه قاعدية يعتقد إنها تمثل الحرقفة (شكل ٧ - ٨ ب) . وبما أن أقلام مماثلة توجد على حرقفات الأرجل الصدرية في جنس

Machilis (رتبة ذات الذنب الشرى) فتعتبر هذه الأقسام كحريقفات فوق قدميه *epipodites* . وترتبط بالأقسام حويصلات قابلة للقلب تتخذ وضعاً وسطياً وتوجد هذه الحويصلات على العقل من الأولى إلى السابعة في فصيلة *Machilidae* ومن الثانية إلى السابعة في جنس *Campodea* (رتبة ثنائية الذنب) ، ولكن في فصيلة *Lepismatidae* و *Japygidae* فعمدها أقل بكثير وقد تكون غائبة . ويحدث انقلاب للحوصلة من خلال شق في الحافة الخلفية للعقله ويساعد ضغط الدم في انقلابها . وتوجد أنويه كبيرة الحجم بالطرف ولكن الجدر الخلوويه قد يصعب رؤيتها ، وقد يتركب النسيج الطلائى بتلك المنطقة من مديج خلوى (شكل ٧ - ٩) . وتنشأ العضلات الضامة للحويصلة في وضع متقارب على الحافة الأمامية للإسترنة . وكما في حشرات الذنب القافر قد تمتص الحويصلات الماء من البيئة الخارجية .



شكل (٧ - ٩) قطاعان يبينان عضلات الإنكماش والتمدد في حويصلة في حشرة من جنس *Campodea* (أ) إنكماش ، (ب) تمدد

٧ - ٢ - ٢ الزوائد الثانوية .

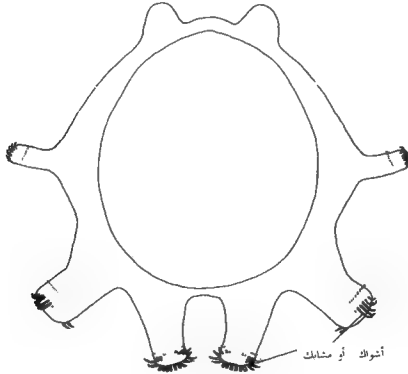
زوائد البطن تكون غائبة من على العقل الأمام تناسلية في معظم الحشرات الكاملة فيما عدا الحشرات عديدة الأجنحة . ولكن تنتشر هذه الزوائد على يرقات الحشرات ذات التحول التام وقد تأخذ شكل خياشيم تنفسية في اليرقات المائية . ويعتقد بعض الباحثين أن هذه الزوائد تنشأ من الزوائد الأولية (سنودجراس Snodgrass) عام ١٩٣٥) ولكن من الأصح اعتبار معظم زوائد البطن كنموات ثانوية (هنتون Hinton, عام ١٩٥٥) .

وتوجد خياشيم تنفسية على عقل البطن في العديد من يرقات الحشرات المائية فمثلا حشرات رتبة ذباب مايو تحمل ستة أو سبعة أزواج من الخياشيم الورقية أو الخيطية الشكل (شكل ٧ - ٩) . وتحرك هذه الخياشيم بواسطة عضلات ، وقد تلعب دوراً مباشراً في تبادل الغازات ، والغالب ترجع أهمية الخياشيم إلى إستمرار تدفق الماء حول جسم الحشرة ، كذلك قد توجد حزم شعيرية خيشومية على العقلتين البطنيتين الأولى والثانية وربما على الثالثة أيضاً كذلك قد توجد الخياشيم التنفسية بالقرب من فتحة الشرج كما في يرقات رتبة *Plecoptera* أما يرقات جنس *Sialis* (رتبة *Megaloptera*) فتحمل سبعة أزواج من الخياشيم التنفسية كل منها يتركب من خمس حلقات

(شكل ٧ - ١١٢) ، وكذلك تخرج زائدة خيطية طرفية من العقلة التاسعة . وتوجد خياشيم تنفسية مائلة ولكن غير مقسمة في يرقات حشرات غمدية الأجنحة . أما يرقات رتبة Trichoptera فيها خياشيم خيطية في سلسله جانبية ظهرية وبطنية .

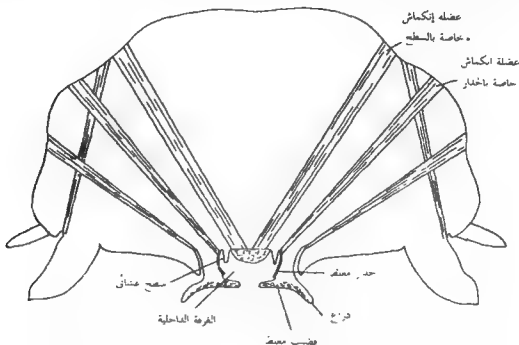
تخرج زوائد شبه قديمة كموات من جدار الجسم في العديد من يرقات الحشرات ذات التحول التام وتعرف بالأرجل الأولية Prolegs . تتمدد هذه الزوائد بواسطة ضغط الدم وتتحرك بواسطة عضلات جدار الجسم بالإضافة إلى عضلات أخرى موضع إتصالها بقاعدة الأرجل الأولية . وقد يزود الطرف البعيد للأرجل الأولية بأشواك أو مشابك بواسطتها تتعلق الحشرة بأسطح البيئة . وقد تكون الأرجل الأولية غير كاملة النمو وتعمل محلها وسادة لحمية مزودة بأشواك والتي تسمى في هذه الحالة بمحاشية الزحف Creeping welt (شكل ٧ - ٩) وتكون بذلك شبيهة بالأرجل الأولية . تنتشر حاشية الزحف والأرجل الأولية في يرقات ثنائية الأجنحة وقد تحمل بعضها عدة أرجل أولية على العقلة الواحدة (شكل ٧ - ١٠) . وفي حالات أخرى قد تنتشر حاشية الزحف دائريا حول العقلة .

وقد تحمل يرقات ثنائية الأجنحة محصات بطنية تنشأ من الأرجل الأولية ، فمثلا في يرقات جنس *Maruina* يوجد محص على العقل البطنية من الأولى إلى الثامنة وهذه تمكن اليرقات من الثبات في موضعها على الجذر . وفي يرقات أخرى من جنس *Horaiella* يحمل السطح البطني لعدة عقل محصاً واحداً كبيراً محدد بمخصلة شعر .



شكل (٧ - ١٠) : قطاع عرضي في عقلة في يرقة Tabana ميلا العديد من الأرجل الأولية بالإضافة إلى أزواج ظهرية وحاشية عن هنتون Hutton عام ١٩٥٥)

ويوجد باليرقات التابعة لفصيلة *Blepharoceridae* - (التي تعيش في الأنهار الجارية أو الشلالات) -
 محصات على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة . وكل مصص به حافة رخوة خارجية وبحد أمامي غير كامل ،
 (شكل ٧ - ١١) وللمصص قرص وسطي يدعم بواسطة أعمدة متصلة متقاربة ، ويوجد ثقب في منتصف
 القرص أيضا ذو جدار متصلب وسقف شديد الثنايا وتتغمد عضلات في السقف وبجافة الجدر المتصلبه للغرفة
 الداخلية . وعند انقباض هذه العضلات يزداد حجم الغرفة وفي نفس الوقت تنضغط حافة المصص إلى أسفل على
 السطح الخارجي مؤديه إلى حدوث تفريغ جزئي وبذلك يلتصق المصص بالسطح .



شكل (٧ - ١١) . قطاع عرضي في العقلة البطنية السادسة في يرقة *blepharocid* مبياً للمصص البطنى

في حالة عدم وجود محصات فستطيع الكثير من يرقات ثنائية الأجنحة أن تحدث تأثير المصص بواسطة رفع الجزء
 الوسطى للسطح البطنى من جسمها مع ابقاء الجزء الأمامى والخلفى على اتصال بالسطح .

أخيراً قد تستعمل الأرجل الأولية للإمساك بالفريسة في عدد قليل من يرقات ثنائية الأجنحة مثل يرقات جنس
Vermileo التي تعيش في حفر بالتربة الخافه وتتغذى بأسلوب مماثل لخشرات سد النمل ، حيث ترقد اليرقة على
 ظهرها وسطحها البطنى لأعلى ، وعند سقوط الفريسة في الحفرة تمسك بها بواسطة أرجل أوليه ووسطيه على السطح
 البطنى للعقلة البطنية الأولى .

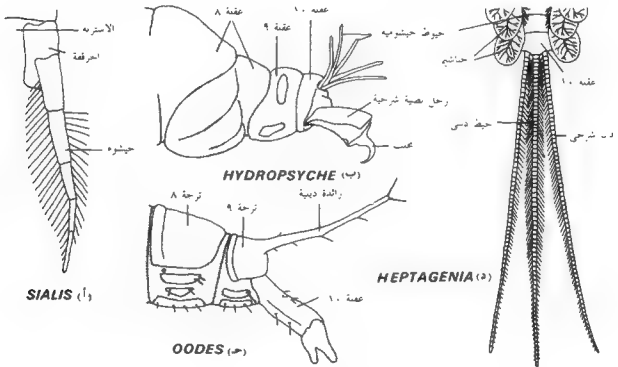
وبالتالى يمكن القول أنه توجد أرجل أوليه في العديد من فصائل رتبة ثنائية الأجنحة وتتخذ وظائف عديدة .

وتنشأ أيضا أرجل أوليه واضحة في يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، ويوجد زوج على العقل البطنية من الثالثة
 إلى السادسة وكذلك على العقلة العاشرة . وتشير بعض دراسات علم الأجنحة إلى أن هذه الأرجل الأولية قد يكون
 ذات تسلسل متجانس بالأرجل الصدرية . ولكن معظم الأدلة الأخرى تعارض هذا الاعتقاد (هنتون ، Hinton)
 عام ١٩٥٥ . وتزداد الأرجل الأولية من الطرف البعيد بإبر شوكية التي تكون حلقة كاملة . ولكن في اليرقات

المتسلقة تتخذ الأرجل الأولية وضعا للخارج قليلا تجاه جانب الجسم ويكون لها صف وسطي من الإبر الشوكية وبذلك تكون اليرقة مهيئة للتعليق بالأفرع الشجرية . توجد اليرقات المتسلقة في كثير من الفصائل من ضمنها Geometridae و Sphingidae .

وتختلف عدد الأرجل الأولية في يرقات حرشقية الأجنحة ، يرقات فصيلة Megalapygidae تحمل أرجلاً أولية على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة وأيضاً العاشرة ، مع ملاحظة أن تلك التي توجد بالعقل الثانية إلى السابعة لا يوجد بها إبر شوكية . وفي حالات أخرى قد يختزل عدد الأرجل الأولية ، فمثلا في فصيلة Geometridae يوجد بها زوجان فقط على العقلة السادسة والعاشرة ، وقد تختفي كلياً من يرقات ناخرات الأوراق ومن الحشرات التابعة لفصيلة Eucleidae ولكن بعضها قد يحمل محصات بطنية ضعيفة التكوين على العقل البطنية من الأولى إلى السابعة .

وفي بعض يرقات فصيلة Notodontidae تنحور الأرجل الأولية الشرجية إلى أعراض دفاعية . ففي جنس Cerure تظهر كموات رقيقة عادة تنحى إلى الحلف ولكن في حالة لمس طرف بطن اليرقة فإنها تنشئ إلى الأمام



شكل (٧ - ١٢) (أ) منظر ظهري للحياشيم التنفسية في جنس Sialis (ب) منظر جانبي للعقل البطنية الطرفية في جنس Hydropsyche (ج) منظر جانبي للعقل البطنية الطرفية في جنس Oodes (د) منظر للعقل الطرفية في جنس Heptagenia (هـ) منظر جانبي للعقل البطنية الوسطية الذيلية في جنس Cerure (ع) منظر جانبي للعقل البطنية الطرفية في جنس Notodontidae (١٩٣٥)

وتقلب زائدة رفيعة وردية اللون من طرف كل نمو ، وفي نفس الوقت ترفع اليرقة رأسها وصدرها من على سطح الأرض وتفرز حامض الفورميك من غدة بطنية توجد بعقلة الصدر الأول .

وقد تظهر أرجل أوليه إصبعيه الشكل ولكن بدون إبر شوكية على العقل البطني من الأولى إلى الثامنة في يرقات رتبة *Mecoptera* . ولا يوجد بداخلها عضلات ولكن تتحرك نتيجة إختلاف ضغط الدم وبحركة العضلات للمناطق المجاورة بالحدار البطني للجسم . كذلك توجد أرجل أوليه بدون إبر شوكية في عقل بطن يرقات *Symphyta* وخاصة التابعة *Tenthredinoidea* ويتراوح العدد بين ستة وتسعة أزواج .

أحياءا توجد في يرقات رتبة *Trichoptera* أرجل أوليه شرجية على العقل البطني العاشرة (شكل ٧ - ١٢ ب) يختلف درجة نموها . وفي فصيلة *Limnephilidae* تكون الأرجل الأولية كاملة النمو وتتركب من عقبتين قاعدتين مزوده بمخلب طرفي وبكل منها عضلات خافضة ورافعة وبواسطة هذه الزوائد وبالإضافة إلى وجود حلقات قابله للإتكماش على العقلة البطني الأولى تتمكن اليرقة من التمسك وثبتت نفسها .

٧ - ٢ - ٣ زوائد أخرى

قد توجد زوائد أخرى بخلاف الأرجل الأولية والخياشيم التنفسية وهذه الزوائد قد تتخذ شكل كنمو وسطى للعقلة البطني الأخيرة . فحشرات رتبتي ذباب مايو والذنب الشعري بهما خيط يشبه القلمين التناسلين (شكل ٧ - ١٢ د) . وليرقات الرعاش من تحت رتبة *Zygoptera* خيشوم وسطى على الصفحة الفوق شرجية . أما يرقات الحشرات التابعة لفصيلة *Sphingidae* فتوجد بها شوكة طرفية على الجهة الظهرية للعقلة العاشرة . ويوجد بيرقات البعوض والهاموش أربع حلقات مرتبة حول فتحة الشرج . وتقوم هذه الحلقات بوظيفة تنظيم المحتوى الملحي في جسم الحشرة . وفي المن يوجد زوج من التنوات على هيئة أنابيب تُسمى قرنيات *Cornicles* تمتد من الجهة الظهرية للعقلة السادسة . وهذه الزوائد تفرج سائل شمعي قد يحمي الحشرة من المفترسات .

الفصل الثامن

الجهاز التناسلي

REPRODUCTIVE SYSTEM

الذكر

THE MALE

٨ - ١ مراحل تكوين الحيوانات المنوية Spermatogenesis

يوجد في الطرف القمي لكل أنبوبة خصوية المنطقة المنشئه أو الجرثومية germarium حيث تنقسم الخلايا الجرثومية بهذه المنطقة إلى أمهات مى Spermatogonia (شكل ٨ - ١) . في رتبة الصراصير وفرس النوى ومستقيمة الأجنحة ونصفه الأجنحة المتجانسه وحرشفية الأجنحة ، تحصل أمهات المنى على العناصر الغذائية اللازمة لها من حليه كبيرة بالمنطقة الجرثومية تُسمى الخلية القمية Apical cell التى تتصل أمهات المنى بها بواسطة إتصالات سيتوبلازمية . أما في رتب حشرات ثنائية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسة فإن العناصر الغذائية تتوفر لأمهات المنى من مدمج خلوى عديد الأنبوية . وقد شوهد في رتبة ثنائية الأجنحة انتقال الأجسام السبحية (الميتوكوندريا) من هذا المدمج إلى أمهات المنى (كارسون Carson, عام ١٩٤٥) .

تفقد هذه الاتصالات القمية بعد فترة وترتبط أمهات المنى بخلايا أخرى تحيط بها على هيئة حويصلة خلوية Cyst ، وقد توجد واحدة أو أكثر من أمهات المنى بداخل الحويصلة الخلوية ، وقد تكون الخلايا المكونة لهذه الحويصلة أصلاً عبارة عن أمهات منى لم تحصل على العناصر اللازمة لنموها ، وبالتالي فشلت في تطورها الطبيعي . وقد تتوفر كمواد غذائية للخلايا المنوية النامية . في الحشرات من جنس *Popillia* (رتبة غمدية الأجنحة) قد بنغمد مقدم خليه أمهات المنى أثناء إحدى مراحل نموها في جدار الحويصلة الخلوية حيث قد يسهل ذلك انتقال المواد الغذائية إليها أندرسون (Anderson) عام ١٩٥٠ . وفي الحشرات التابعة لرتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة تنشر ضمن الحويصلة خلايا مغذية كبيرة وذات أنوية منتظمة الشكل .

وانتاج أعداد كبيرة من أمهات المنى يؤدي إلى اندفاع الخلايا المتكونة سابقاً في اتجاه قاعدة الأنبوية الخصوية وبالتالي يمكن الحصول على تتابع من خلايا تناسلية في مراحل نمو مختلفة بداخل كل أنبوية خصوية ، أحدثها تكويناً توجد في الطرف البعيد بالمنطقة الجرثومية وأكبرها عمراً توجد عند قاعدة الأنبوية في اتجاه الوعاء الناقل .

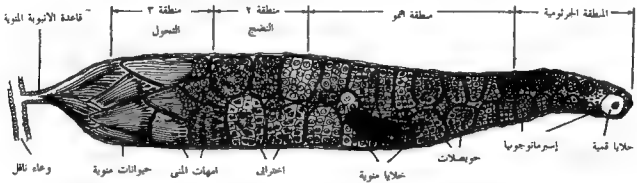
ويمكن تمييز ثلاث مناطق للنمو أسفل المنطقة الجرثومية (شكل ٨ - ١) وهى :

١ - منطقة النمو *Zone of growth* وتزداد بتلك المنطقة أمهات المنى في الحجم وهى محصورة داخل حويصلة خلوية وتنقسم عدة انقسامات غير مباشرة مكونة خلايا منوية *Spermatocytes* .

٢ - منطقة النضج والاختزال *Zone of maturation and reduction* وهى المنطقة التى تنقسم فيها كل خلية منوية إنقسامين إحداهما اختزالى ، وتتكون طلائع المنى *Spermatids* .

٣ - منطقة التحول *Zone of transformation* . وفيها تتحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية ذات ذنب *Spermatozoa* ويطلق عليها عملية التحول *Spermiogenesis* .

وحيث أن خلايا الحويصلة الواحدة تشتمل جميعاً من خلية واحدة من خلايا أمهات المنى فيلاحظ أن مراحل نموها جميعاً متزامن ، ويعتمد عدد الحيوانات المنوية بكل حويصلة خلوية على عدد الانقسامات التى تحدث في الخلايا المنوية مع ملاحظة أن هذا العدد ثابت في الجنس الواحد . فيوجد ما بين ٥ - ٨ انقسامات للخلايا المنوية في الحشرات التابعة لفصيلة *Acrididae* وسبعة إنقسامات في الحشرات التابعة لجنس *Melanophus* وذلك قبل حدوث الإنقسام الإختزالى وفي النهاية يوجد بكل حويصلة حوالى ٥١٢ حيواناً منوياً . يتكون عادة أربعة حيوانات منوية من كل خلية منوية .



شكل (٨ - ١) : شكل توضيحي لحويصلة خصوية مينا مراحل تكوين الحيوانات المنوية . (عن ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

ولكن في كثير من الحشرات مثال *coccids* والى تحتوي الطلائع المنوية فيها على كروموسومات غير متجانسة ، فإن بعض الخلايا تتحلل بحيث يتكون في النهاية حيوانين منويين فقط من كل خلية منوية ، وتحتوى كل حويصلة على ٣٢ حيوان منوى فقط (نور Nur عام ١٩٦٢) أما في حشرات جنس *Sciara* (رتبة ثنائية الأجنحة) فإن حيواناً منوياً واحداً فقط يتكون من كل خلية منوية وذلك بسبب عدم تجانس توزيع الكروموسومات والسيتوبلازم أثناء الانقسام الإختزالى فيليبس (Phillips) عام ١٩٦٦ .

تحدث تغيرات كيميائية حيوية أثناء مراحل تكوين الحيوانات المنوية حيث يلزم لحدوث الانقسامات الخلوية المتتالية تخليق كميات كبيرة من الحمضين النوويين RNA و DNA ولكن تقف عملية تخليق الحمض الآخر قبل بداية الانقسام الإختزالي في حين تستمر عملية تخليق الحمض الأول إلى أن تبدأ الطلائع المنوية في التكوين ثم تقف عمليات تخليق هذا الحمض . ويتم إزالة RNA من النواة ثم من الخلية وذلك أثناء استقطالة النواه .

ويرجع الانخفاض في تخليق RNA إلى زيادة في إنتاج مادة الأرجينين الغنى بالمستون والذي يرتبط بالحمض النووي DNA ويمنعه كمهد لتخليق الحمض النووي RNA . وقد اقترح بعض الباحثين أن هذه الميكانيكية تحمي المادة الوراثية أثناء انتقالها من جيل إلى جيل (بلاك ، برانش Black & Brach عام ١٩٦٤ ؛ موكتنثالر Muckenthaler عام ١٩٦٤) . ويختلف الوقت اللازم للإنتهاء من تكوين الحيوانات المنوية باختلاف الحشرات ، ففي حشرات جنس *Melanophus* تستغرق هذه العملية حوالي ٢٨ يوما ، منها ٨ - ٩ أيام لإنقسام الخلايا المنوية أما مرحلة تحول طلائع النوى إلى حيوانات منوية فتتم في ١٠ أيام (موكتنثالر Muckenthaler عام ١٩٦٤) وفي معظم الحشرات يتم الانقسام الإختزالي قبل الإنسلاخ الأخير أما في الحشرات التي لا تتغذى في الطور الكامل فتتم تكوين الحيوانات المنوية قبل خروج الحشرات الكاملة .

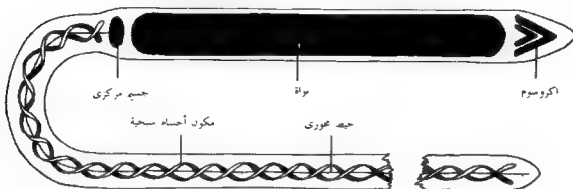
٨ - ١ - ١ تركيب الحيوان المنوي الناضج

في حشرات جنس *Parlatoria* (رتبة نصفية الأجنحة المتجانسة) و جنس *Rhodnius* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة) و جنس *Orgyia* (رتبة حرشفية الأجنحة) يكون الحيوان المنوي الناضج خطي الشكل ويبلغ طوله حوالي ٣٠٠ ميكرون وقطره اقل من ميكرون واحد ، في حين أنه قد يصل طول الحيوان المنوي الواحد في ذباب الدروسوفيلا إلى ١,٧ مم ويتساوى قطره في منطقة الرأس مع قطره في منطقة الذيل تقريبا (شكل ٨ - ٢) . تشغل النواه معظم منطقة الرأس ويحيط بها طبقة دقيقة من السيتوبلازم . ويظهر الأكروسوم أمام النواه والذي يبدو في حشرات جنس *Acheta* (رتبة مستقيمة الأجنحة) على هيئة تركيب مخروطي مزدوج (٨ - ٤ د) . في الغالب تكون وظيفة الأكروسوم هي التصاق الحيوان المنوي على البيضة كما يقوم بتحليل أغلفة البيضة لتسهيل مرور ودخول الحيوان المنوي فيها .

يوجد الجسم المركزي (centriole) خلف النواه مباشرة ومنه ينشأ الخيط المحوري الذي يمتد بطول ذيل الحيوان المنوي ويتربك الخيط المحوري من عدد من الأنبيبات الدقيقة تترتب في الحيوانات المنوية لحشرات جنس *Drosophila* والنطاطات وغيرها من الحشرات في شكل دائرة حلقية مكونة من تسعة أزواج من أنبيبات ذات جانبيين تحيط بأنبوبتين مركبتين ، أما خارج الدائرة الحلقيه المزدوجة فيوجد تسعة أنبيبات إضافية (شكل ٨ - ٣) . ويعتقد أن الدوائر الحلقيه ومابها من أنبيبات دقيقة هي المسؤوله عن إحداث الحركة لذيل الحيوان المنوي بايشوب (Bishop) . عام ١٩٦٢ وتوجد مشتقات الجسيمات السبحية الطويلة على كلا جانبي الخيط المحوري أو ملتفة حلزونيا حوله ، ويعتقد أنها توفر الطاقة اللازمة لحركة ذيل الحيوان المنوي (شكل ٨ - ٢) .

تتجمع الحيوانات المنوية في حشرات *Coccids* في حزم دائمة وتكون خالية من أى تركيب خلوي . وفي جنس *Parlatoria* تظهر النواه كتركيب معتم بدون غلاف محدد وتغيب مشتقات الجسيمات السبحية ويقترح الباحث روبنسون (Robinson عام ١٩٦٦ أن السيتوبلازم المتجانس بالحيوان المنوي بهذه الحشرات عبارة عن منتجات من الجسيمات السبحية وتعتبر من الناحية الوظيفية كمخزن للطاقة وبالتالي فإن وجود هذه الجسيمات غير

ضروري . كذلك لا يوجد غشاء بلازما ، ويتكون الجدار الخارجى لكل حيوان منوى من دائره مكونه من عدد من الأنبيبات الدقيقة يتراوح عددها ما بين ٤٥ - ٥٠ بقطر يساوى ٢٠ أنجستروم . وتمتد هذه الأنبيبات بطول الحيوان المنوى وربما يكون لها علاقة بحركة الحيوان المنوى بدلا من الخيط المحورى .



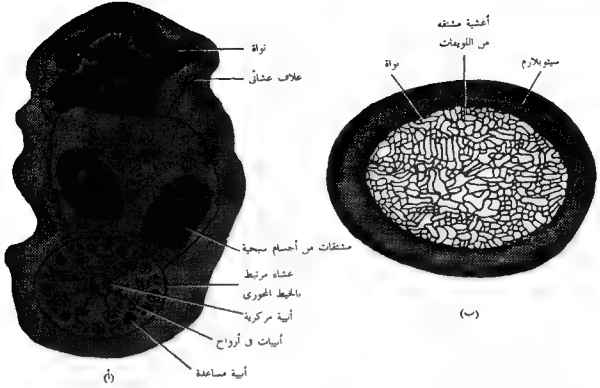
شكل (٨ - ٢) : رسم تخيلى للتركيب المحصل لحيوان منوى فى حشرة (عن ديفى Davey عام ١٩٦٥) .

يغيب الترتيب النموذجى ٩ - ٢ للأنبيبات فى الخيط المحورى فى جنس *Sciara* وفى هذا الجنس يوجد ما بين ٧٢ - ٧٦ زوجا من الأنبيبات مرتبة فى قوس أو حلزون يلف مشتقات الجسيمات السبحية من الجهة السفلية .

وتظهر مشتقات هذه الجسيمات كخط واحد غير مزدوج وتمتد بطول الحيوان المنوى ويمكن تمييزها إلى جزء متجانس يمثل للجسم السبحى وتمتد بطوله أو من أحد جوانبه قضيب يظهر متبلور . وقد شوهد مثل هذا القضيب المتبلور فى حشرات السمك الفضى *Thermobia* (رتبة ذات الذنب الشعرى) و جنس *Macroglossa* و *Pieris* (رتبة حرشفيه الأجنحة) . فى حين أنه فى ذباب الدروسيفيلا شوهد الجسم السبحى فقط ويعتقد أن هذا الجزء يمثل أقصى تركيز للأعراف السبحية التى تمثل تركيز أنزيمات التنفس (ماركيلسكى Makielski عام ١٩٦٦) فى

الحشرات التابعة لجنس *Sciara* يطرح الجزء المتجانس لمشتق الجسم السبحى بعد ساعات قليلة من وصول الحيوان المنوى إلى القابلة المنوية بجسم الأنثى وأثناء ذلك يصبح الحيوان المنوى قادراً على الحركة . ويقترح ماركيلسكى Makielski عام ١٩٦٦ أنه بعد ذلك فقط تستطيع الحيوانات المنوية إخصاب البيضة . ومعروف أن الحيوانات المنوية فى مجاميع الحيوانات الأخرى تحتاج إلى فترة من النمو بداخل جسم الأنثى قبل أن تصبح قادرة على إخصاب البيض وتعرف هذه الظاهرة باسم Capacitances .

الحزم المنوية Sperm bundles : فى كثير من الحشرات تتجمع الحيوانات المنوية فى حزم ويحدث ذلك على الأقل أثناء مراحل تكوينها أو يستمر وجود هذه الحزم حتى أنها تنقل إلى الأنثى على هذا الشكل . وعادة توجد الحيوانات المنوية فى ذكور الحشرات التابعة لجنس *Thermobia* فى أزواج حيث تلتف حول بعضها ولو أن لكل منها غشاء خاص بها ، وبالإضافة إلى ذلك قد يوجد غلاف خارجى يضم الحيوانات المنوية معاً . كذلك الحيوانات المنوية فى ذكور الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة قد توجد فى أزواج أيضاً .



شكل (٨ - ٣) : (أ) قطاع عرضي في حيوان منوى من جنس *Thermobia* ، (ب) قطاع عرضي خلال مجموعة من أمهات المنى في حفرة من جنس *Thermobia* ، وتظهر التواة على هيئة شبكة .

وقد لوحظ في مجموعة حشرات Coccids نوع خاص من الحزم المنوية ، ففي هذه الحشرات تحتوي كل حويصلة على ٣٢ حيوانا منويا ، وهذه تنفصل في حزمتين بكل منها ١٦ حيوانا منويا وتغلف كل حزمة بغلاف مكون من نسيج ضام وعندئذ يتحلل جدار الحويصلة الخلوية . وقد لوحظ في جنس *Pseudococcus* أن الحزم المنوية أطول بكثير من الحيوانات المنوية التي بداخلها والتي تشغل الجزء الوسطى منها فقط ، أما الطرف الأمامي للحزمة فيظهر به إلتواء لولبي الشكل ، ويعتقد أن له علاقة بحركة الحيوان المنوى نور (Nur) عام ١٩٦٢ . أما في جنس *Parlatoria* فيتساوى طول الحزمة مع طول الحيوانات المنوية التي بداخلها وتترتب هذه الحيوانات المنوية في اتجاه واحد بداخل الحزمة وتكون حركة الحزمة نتيجة النشاط المشترك للحيوانات المنوية التي بها (روبنسون Robinson) عام ١٩٦٦) .

في رتبتي مستقيمة الأنجحة والرعاشات يوجد نوع آخر من الحزم المنوية يطلق عليها الشرائط المنوية *Spermatodesms* ، وتتألف الحيوانات المنوية للحزمة الواحدة بواسطة غشاء هلامي حيث تنغمس فيه منطقة رأس الحيوان المنوى . تنفصل الحيوانات المنوية عادة عند وصول الشرائط المنوية إلى الوعاء الناقل ، ولكن في الحشرات التابعة لفصيله *Acrididae* يستمر وجود الشرائط المنوية لحين إنتقالها داخل جسم الأنثى .

٨ - ١ - ٢ عملية تحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية .

تتكون طلائع المنى بعد الإنقسام الإختزالي مباشرة وتظهر هذه كخيله مستديره بها المكونات الخلووية المعروفة ، وعلى ذلك حدوث تعديلات بها ينتج عنه تحويلها إلى حيوان منوى وتسمى هذه العملية Spermiogenesis حيث تشمل إعادة تنظيم المكونات الخلووية . وفيما يلى دراسته لكل مكون خلوى على حدة :

الأكروسوم Acrosome : ينشأ الأكروسوم ولو جزئيا من مادة جولجى التى تنتشر فى سيتوبلازم الخلايا المنوية على هيئة جسيمات إصبعية dictysome يتراوح عددها ما بين ٣٠ إلى ٤٠ جسيم بالخليه ، وينتشر على هيئة عدة أغشية مزدوجة متوازية ترافقها الفجوات والخويصلات المميزة . فى جنس *Acheta* تلتهج هذه الجسيمات عقب الإنقسام الإختزالي مكونة جسم واحد يطلت عليه الخلايا المولدة للأكروسوم acroblast ويتكون هذا الجسم من ٦ إلى ١٠ أغشية والتي تنقوس على هيئة كأس ويرافقها من الداخل والخارج الفجوات والخويصلات (شكل ٨ - ٤ ب) .

يظهر بالطلائع المنوية المتقدمة حبيبة تسمى الحبيبة الأكروسومية الابتدائية وتوجد فى كأس الخلايا المولدة للأكروسوم وتردداد تدريجيا فى الحجم . تهاجر الخلايا المولدة للأكروسوم بحيث يتجه سطح كأسه المفتوح تجاه النواة أما الحبيبة فيظهر بها غشاء بينى وتحركت تجاه النواة وترتبط بها (شكل ٨ - ٤ ج)

تبدأ الخلية فى الإستطالة ويهاجر غشاء الخلايا المولدة للأكروسوم إلى الطرف الخلفى لطلائع المنى ويطرح مع معظم السيتوبلازم والمحتويات الخلووية الأخرى . أما الحبيبة الأكروسومية الابتدائية فإنها تكون الأكروسوم وتتخذ الشكل المخروطى ويظهر بها تجويف حيث يتكون به مخروط آخر داخل (شكل ٨ - ٤ د) كاي (Kaye) عام ١٩٦٢ .

وفى جنس *gelastocoris* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسه) يتكون الأكروسوم الإبتدائى من إلتحام الحبيبات فى جهاز جولجى ولا تتكون الخلايا المولدة للأكروسوم وقد يتم ذلك ايضا فى الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae (Payne) عام ١٩٦٦ .

النواة Nucleus : فى النشاطات تظهر النواة فى طلائع المنى حديثه التكوين بالشكل النموذجى للمرحله البسيه للإنقسام حيث تكون الألياف الكروموسومية فيها بدون توجيه وتمثل هذه الألياف الوحدات المورفولوجيه للكروموسومات ، ويبلغ قطرها حوالى ٢٠٠ أنجستروم ، وتتركب من وحدتين قطر كل منها حوالى ١٠٠ أنجستروم . تستطيل النواة وتستدق وأثناء ذلك ترتب الألياف الكروموسومية فى خطوط منتظمة تقريبا موازية للمحور الطولى للنواة .

تنقسم الألياف الميكرونيه ذات ١٠٠ أنجستروم إلى ألياف دقيقة جدا ، قطر الواحدة منها ٤٠ أنجستروم ، وفى نفس الوقت يختفى البروتين الغير هستونى من النواة وترتب الألياف ذات القطر ٤٠ أنجستروم بشكل شبكى كثيف داخل النواة (شكل ٨ - ٣ ب) ، وتستطيل النواة وتستدق فى القطر ، وأثناء ذلك تقل تدريجيا البلازما النوويه إلى أن تختصر تدريجيا ، وبالتالي تبدو النواة محتويه على ماده متجانسه داكنه داز ، ريس (Dass and Ris) عام ١٩٥٨ . ترتب الكروموسومات فى أصفى يتم كذلك فى حشرات عديدة أخرى ، ولكن فى الصرصور من جنس *Periplaneta* تتكثل الألياف الكروموسومية فى شكل حبيسى ويقترح كاي ، ماك ماستر كاي

(Kaye & McMaster عام ١٩٦٦) أن النواة في الحشرات من جنس *Acheta* في ذلك الوقت لا تحتوي على كروماتين فقط ولكن بها أيضا الياف دقيقة بها البروتين الغني هستوني .

شكل (8 - أ) : تطور الأكروسوم في حشرة من جنس *Acheta* جسمات أصبغة : (ب) الخلايا المولدة للأكروسوم بحية أكروسومية أولية : (ج) حية أكروسومية أولية منجلبة للولادة : (د) أكروسوم حيوان منوي ناضج : (لم تراعى النسب في الحجم بين الرسوم المصغلة) .

الجسم المركزي والحيط المحوري Centriole and axial filament : بنشأ الحيط المحوري من الجسم المركزي ، وقد درس هذا بنشأ من التفصيل في جنس *Sciara* فيليب (١٩٦٦) ولو أنه يوجد بالحيوانات المنوية لهذه الحشرات أعداد كبيرة من الأنبيبات في الجسم المركزي والحيط المحوري إلا أن مراحل تكوينها لا تختلف عنها في الحشرات الأخرى . والجسم المركزي في أمهات المنى لحشرات جنس *Sciara* يتركب من ٥٠ إلى ٩٠ أنيبه قصيره تظهر في صورته فردية وترتب في شكل يضاوى به مواد ليفيه على كلا الجانبين وبشرط داكن بالداخل . عقب الإنتهاء من الإنقسام الثاني الإختزالي يظهر جسم مركزي واحد قمعي الشكل في الطرف الذى سيكون رأس الحيوان النوى فيما بعد وفي الغالب تكون الأنبيبات في صورته مزدوج . فيما بعد تمتد الأنبيبات الدقيقة من الجسم المركزي .

عند إستطالة الطلائع المنوية يهاجر الجسم المركزي في إتجاه الذيل متخذاً في النهاية وضعا يقابل النهاية الطرفية للنواة ، أما الأنبيبات الدقيقة فإنها تستمر في الإستطالة وترتب موازية للمحور الطولي بالحيوان المنوى الناشئ وتظل ممتدة بالذيل ، وبالتالي يتكون بدايه مركب الحيط المحوري . ويحاط المركب كله بغشاء مزدوج ويتم ظهور الوضع النهائي بإضافة أزرق جانبيه للأنبيبات مع زيادة عددها بالمحيط الخارجى .

٨ - ٢ انتقال الحيوانات المنوية إلى الحويصلة المنوية

Transfer of sperm to the seminal vesicle

في بعض الحشرات التابعه لرتبه نصفيه الأجنحة غير المتجانسه وتلك التى تتبع جنس *Chortaphaga* (رتبه مستقيمة الأجنحة) وفي كثير من الحشرات الأخرى ، تتحول الحيوانات المنوية بداخل الحويصلات الخصوية قبل أن تغادر الخصية ، فهاجر في إتجاه حلزوني إلى منطقة الخلايا المنوية الثانوية ثم تعود مره أخرى وتنقل إلى الوعاء الناقل . وقد لوحظ في *Chortaphaga* أنه تحدث الحركة قبل إطلاق الشرائط المنوية من الحويصلة الخلويه ، أما في جنس *Leptocoris* (رتبه نصفيه الأجنحة غير المتجانسة) فتظل الحيوانات المنوية محصورة بداخل الحويصلة الخلوية وفي هذه الحالة تبدأ الحركة أثناء تميز طلائع المنى ، وقد ترجع الحركة إلى استطالة الحويصلة الخلويه التى تصاحب عملية التحول إلى حيوانات منوية (باين Payne عام ١٩٣٤) .

ويختلف مصير الحويصلة الخلويه ، فمثلا في جنس *Prinophus* تتحلل الحويصلة الخلوية بداخل الخصية (إدواردز Edwards) عام ١٩٦١ . ولكن في جنس *Popillia* لوحظ تسرب الحيوانات المنوية من الحويصلة الخلوية أثناء خروجها من الخصية ولو أن هذه الحويصلة تظل مرافقة للحيوانات المنوية في السائل النوى ، وتنقل إلى الجراب التناسلى للأثنى حيث تتحلل به نهائيا . ويعتقد أنه أثناء ذلك ينطلق منها الجليكوجين الذى يستفاد منه في الإبقاء على حيوية الحيوانات المنوية ، (ج . أندرسون J. Anderson عام ١٩٥٠) .

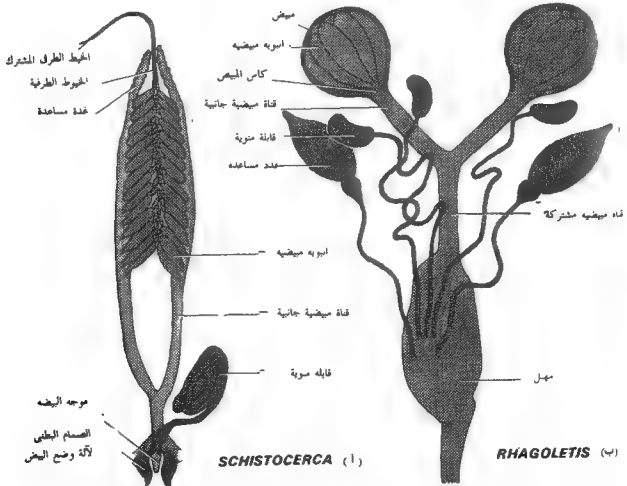
تكون الحيوانات المنوية عديمة النشاط أثناء وجودها بالوعاء الناقل وتنقل منه نتيجة حدوث إنقباضات عضلية دودية بجدار الوعاء الناقل (باين Payne عام ١٩٣٤) وتظل هذه الحيوانات عديمة الحركة في الحويصلات المنوية ، وقد يحتشد بها أعداد كبيرة ، وقد لوحظ في نحل العسل من جنس *Apis* أن رأس الحيوان المنوى تنغمد في الجدار الغدى للحويصلة .

THE FEMALE الأنثى

٨ - ٣ تشرح أعضاء التاسل الداخليه في الأنثى

Anatomy of female internal reproductive organs

يتركب الجهاز التناسلي في الأنثى من زوج من المبايض Ovaris تصل كل منها بقناه مبيضية جانبيه lateral Oviduct . وهاتان القناتان تتحدان لتكونا قناة مبيضية مشتركة وسطية Common Oviduct التي تفتح في غرفة تناسليه genital chamber . في بعض الحالات قد تستدق الغرفة التناسليه لتكون أنبويه تعرف بالمهبل Vagina والتي قد تتحور لتكون جراب تناسلي bursa copulatrix معده لإستقبال القضيب . كذلك قد تفتح قابله منويه spermatheca في الغرفة التناسليه أو المهبل ، ووظيفتها حفظ وتخزين الحيوانات المنويه . كذلك قد يوجد زوج من الغدد التناسليه المساعدة .



SCHISTOCERCA (أ)

RHAGOLETIS (ب)

شكل (٨ - ٥) : الجهاز التناسلي الأنثوي : (أ) في الجراد من جنس Schistocerca (ب) جنس Rhagoletis (رتبة ثنائية الأجنحة) من أندرسون Anderson عام ١٩٦٦ . ستودجراس Sandgrass عام ١٩٣٥ .

المبيض Ovary : يقع المبيضان في البطن أعلى وإلى خارج القناة الهضمية . يتكون كل مبيض من عدد من الأنابيب المبيضية . المشابهة للأنابيب الخصوية في الذكر . يتم نمو البويضات بالأنابيب المبيضية .

عدد الأنابيب المبيضية ثابت تقريبا في النوع الواحد ولو أنه في الجراد يتأثر بدرجة تزاخم أو التعداد الحشرى للأوبى ؛ فوجد أنه في الجراد الصحراوي المرعى من ابوين تحت ظروف مزدحمة يصل متوسط عدد الأنابيب المبيضية إلى ٩٦ أنبوبة في المبيض . في حين إذا ربيت الحشرة لمدة ثلاث أجيال متتالية تحت ظروف متعزلة ، فيصل عدد الأنابيب المبيضية إلى ١١٦ أنبوبة في المبيض (أوفاروف Uvarov عام ١٩٦٦ ، أندرسون Anderson عام ١٩٦٦) كذلك توجد أدلة تثبت بأن التوزيع الجغرافي للنطاط الأفريقي يؤثر على عدد الأنابيب المبيضية في الأنثى (فيبس Phipps عام ١٩٦٢) . كذلك قد يختلف عدد الأنابيب في الحشرات التابعة Acridoidea حيث يزداد العدد في بعض الفصائل عن غيرها . فمثلا إناث فصيلة Pyrgomorphidae يزيد عدد الأنابيب المبيضية عنه في حالة حشرات فصيلة Gomphocerinea التي تماثلها في الحجم .

عموما فأجناس الحشرات التي تمتاز بالحجم الكبير يكون بها عادة عدد أكبر من الأنابيب المبيضية عن أجناس الحشرات الأقل حجما ؛ فمثلا في النطاط البريطاني مجموع الأنابيب المبيضية به ثمانية فقط في حين أن الجراد الأكبر حجما يوجد به حوالي ١٠٠ أنبوبة .

يحدث اختلافات مشابهة في رتب الحشرات الأخرى . ففي *Calliphora* (رتبة ثنائية الأجنحة) يوجد بها حوالي ١٠٠ أنبوبة مبيضية ، وفي *Drosophila* من ١٠ - ٣٠ أنبوبة . أما الحشرات التي تلد أحياء من رتبة ثنائية الأجنحة مثال *Melophagus* ، *Hippobosca* فهما أنبوتين فقط ، في حين أن جنس *Glossina* فيوجد به أنبوبة واحدة وبعض أنواع المن التي تلد أحياء يحدث بها اختزال كبير في عدد الأنابيب المبيضية قد يختزل إلى مبيض واحد ذو أنبوبة واحدة فقط . من جهة أخرى فملكات النمل الأبيض من جنس *Eutermes* يصل عدد الأنابيب المبيضية بها إلى أكثر من ٢٠٠٠ أنبوبة/ مبيض . أما معظم حشرات رتبة حرشقية الأجنحة فيوجد بها أربعة أنابيب في كل مبيض .

ولا يتكون المبيض في *Collembola* من أنابيب مبيضة ولكن يبدو على هيئة كيس ، ويعمل في وضع جانبي المنطقة الجرثومية التي تقوم بإنتاج البيض ، ولا يقارن المبيض في هذا الجنس بالمبيض في حشرات أخرى .

وبخلاف الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة لا يوجد غشاء يغلف المبيض كليا ولكن تغلف كل أنبوبة مبيضية بغشاء ضام بشكل منفرد ، وغالبا يتكون هذا الغشاء المغلف من طبقتين : الخارجية تعرف بغلاف الأنبوبة المبيضية *ovariole sheath* والداخلية تعرف بغشاء الغلالة الخاصة (*Tunica propria*) (شكل - ١٨) . والغلاف الخارجى للأنبوبة المبيضية يتكون من شبكة خلوية من نسيج دهني متحور . وخلايا هذا النسيج غنية بالليبيدات والجليكوجين ونشطة من حيث التمثيل الخلوى . ولكن لا يوجد أى دليل يثبت أن لهذا الغشاء علاقة بنمو البويضات ، كذلك تشترك القصبات الهوائية في تكوين الغلاف الخارجى ولكن لا تحترقه وينتشر منها الأكسجين اللازم للتنفس بخاصه الإنتشار . وفي الصرصور الأمريكى *Periplaneta* توجد قطع فطرية (ميسيتوم) بالغلاف الخارجى ولا يحتوي الغلاف الخارجى في هذا الجنس على ألياف عضلية كالتي توجد في غلاف الأنابيب المبيضية في

جنس *Bombyx* (رتبه حرشفيه الأجنحة) و *Drosophila* (كنج ، أجاروول King & Aggarwall عام ١٩٦٥) .

ويتركب الغلاف الداخلى أو غشاء الغلالة الخاصة من نسيج مرن به ألياف رفيعة ، ويحيط هذا الغشاء بالأنبوبة المبيضة والخيط الطرفى . وفى المراحل الأولى للنمو يكون الغلاف الداخلى سيك ولكن ينمو البويضات وزيادتها فى الحجم ، خاصة فى فترة إفراز المح يحيط الغلاف ويقط بالتالى جدا فى السمك . وينشأ الغلاف الداخلى غالبا من إفرازات الخيط الطرفى والخلايا الحويصليه . ويقوم غشاء الغلالة الخاصة بوظيفة تدعيم ، وكذلك نظرا لمرونته يلعب دورا هاما عند حدوث التويض (بوباج ، أنولد Bonhag & Arnold عام ١٩٦١) . قد توجد خلايا شبه أميبية amoeboid Cells فى المسافة بين الغشاء الخارجى والداخلى للأنبوبة المبيضة وهذه الخلايا قد يكون لها علاقة بتجديد الغلاف الداخلى فى حالة تمزقه (كوخ ، كنج Koch & King عام ١٩٦٦) .

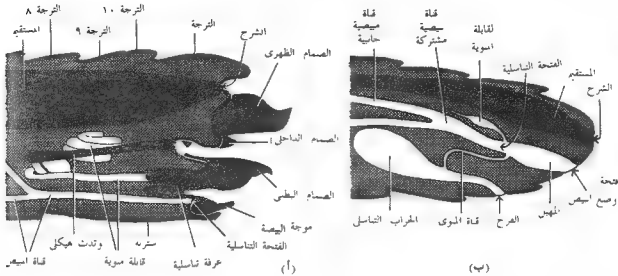
وتعد الأنبوبة المبيضة من الطرف البعيد إلى خيط طرق Terminal filament طويل وهو عبارة عن مدع خلوى مرتبط بغشاء الغلالة الخاصة . عادة تشترك الخيوط الطرفية الفردية من كل مبيض فى تكوين خيط معلق أو أحيانا يتحد الخيطان الطرفيان من المبيضان فى خيط وسطى مشترك الذى يتصل بالجدار الداخلى للجسم أو بالحجاب الحاجز الظهرى وبالتالى يعلق المبيض بالفراغ الداخلى للجسم .

يستدق الطرف القاعدى للأنبوبة المبيضة على هيئة أنبوبة صغيرة تعرف بالشعراج Pedicle التى تتصل بقناة المبيض . وفى الأطوار الحشرية الغير كامله يكون التجويف الداخلى للأنابيب المبيضية منفصلا تماما عن الشعراج وذلك بواسطة سدادة من نسيج طلائى (شكل ٨ - ٨ ب) وهذا النسيج يتمزق عند حدوث التويض الأول ويحل محله نسيج حويصل .

وبم إتصال الأنابيب المبيضية بقناة المبيض فى صورة اتصال خطى متتالى ، وبالتالى فى حالة وجود عدد قليل منها كما فى مجموعة الحشرات عديمه الأجنحة ورتبة ذباب مايو قد تبدو الأنابيب مقسمة . وهذا الترتيب ليس له مغزى معين ولا يظهر فى الحشرات التى بها عدد كبير من الأنابيب المبيضية (شكل ٨ - ١٥) فى مجاميع أخرى كما فى حشرات رتبى حرشفيه وثنائيه الأجنحة تفتح الأنابيب المبيضة معا فى مكان متسع بقناة المبيض يعرف بالكأس calyx (شكل ٨ - ٥ ب) .

القنوات المبيضية Oviducts : تظهر القنوات المبيضية بصورة أنابيب وبها جدار مكون من صف واحد من خلايا طلائيه عماديه أو مكعبه الشكل . تركز هذه الخلايا على غشاء قاعدى ويغلفها من الخارج طبقة عضليه . ويوجد فى الحشرات التابعه لفوق فصيلة Acridoidea بعض الخلايا الغديه بجدار القنوات المبيضية . فى أغلب الحالات تتحد القناتان المبيضتان فى قناة واحدة مشتركة تنشأ من الطبقة الجنينية الخارجية وبالتالى تبطن بالجلد . يشذ عن ذلك حشرات رتبته ذباب مايو حيث تفتح كل قناة مبيضية جانبية فى فتحة تناسلية منفصلة . ويتركب النسيج العضلى بالقناة المبيضية المشتركة من طبقتين ؛ طبقه عضلات دائرية وأخرى طولية ، وتفتح القناة المشتركة بالفتحة التناسلية بالسطح البطنى للحشرة . وفى رتبة جلدية الأجنحة تفتح فى الطرف الخلفى للإسترته السابيه أما فى مجاميع الحشرات الأخرى تفتح فى غرفة تناسلية التى تكون عبارة عن إنضمام داخلى لإسترته العقله الثامنة (شكل ٨ - ٦) . أحيانا تكون الغرفة التناسليه انبويه الشكل وتعتبر كامتداد لقناة المبيض بالعقله التاسع . ويعرف هذا

الإمتداد بالمهبل vagina وتسمى فحته بالفرج vulva . وقد لا يميز عن قناة المبيض ولكن طرفه الأمامي ، أى مكان الفتحة التناسلية الأصلية ، قد تتميز بموضع اتصال القابلة المنوية spermatheca (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) . وفى بعض الحالات قد ينتفخ المهبل كتركيب جيبي يعرف بالجرب التنااسلى bursa copulatrix الذى يستقبل القضيب . أما فى الحشرات التى تلد أحياء من رتبة ثنائية الأجنحة فيتضخم الطرف البعيد من الغرفة التناسلية ليكون ما يعرف بالرحم uterus الذى فيه يتم نمو اليرقات



شكل (٨ - ٦) : شكل توضيحي لقطاع طولى وحرف نهاية البطن فى : (أ) Locusta و (ب) فى حشرة تحت رتبة دياتريزيا من رتبة حرشفية الأجنحة (من يوفاروف سنة ١٩٦٦ Uvarov وإيجز سنة ١٩٥٧ Imms) .

ويوجد لمعظم إناث رتبة حرشفية الأجنحة فتحتان تناسليتان : الأولى توجد على إسترنة العقلة التاسعة وتعتبر فتحه خروج البيض ولذلك تسمى فتحه البيض oviporus ، أما الفتحة الثانية فتوجد على إسترنة العقلة الثامنة وتعتبر فتحه التلقيح أو vulva وتؤدى الفتحة الثانية إلى الجرب التنااسلى الذى يتصل بقناة المبيض عن طريق قناة المنى sperm duct (شكل ٨ - ٦ ب) كذلك يوجد فى الخنافس المائية من أجناس Ilybius, Agabus وHydroporus فتحتين تناسليتين ولكن توجد الفتحتين فى وضع طرفى مع فتحه الجرب التنااسلى مباشرة أمام فتحه المهبل (جاكسون Jackson, عام ١٩٦٠) .

القابلة المنوية Spermatheca : تستخدم القابلة المنوية فى تخزين الحيوانات المنوية إلا أن يتم نضج البيض وهى توجد فى معظم الحشرات وقد توجد قابلتان متويتان فى بعض الحشرات كما فى جنس Blaps (رتبة غمدية الأجنحة) و Phlebotomus (رتبة ثنائية الأجنحة) أو قد يوجد ثلاثة منها كما فى معظم الحشرات الراقية من رتبة ثنائية الأجنحة (شكل ٨ - ٥ ب) . وفى رتبة مستقيمة الأجنحة فتفتح القابلة المنوية فى الغرفة التناسلية مستقلة عن قناة المبيض (شكل ٨ - ٦ أ) ولكن فى حالة تحول الغرف التناسلية إلى مهبل تفتح القابلة المنوية داخلها فى قناة المبيض (شكل ٨ - ٦ ب) .

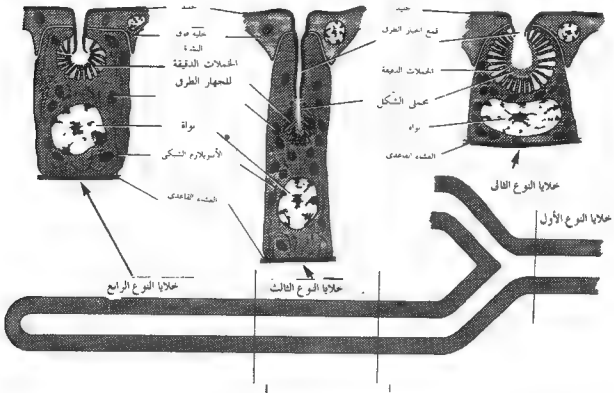
وتنشأ القابلة المتوية من الطبقة الجنينية الخارجية وتبطن بالجلد وتتركب اساسا من مخزن على هيئة كيس يؤدي إلى أنبوية عضليه ، وغالبا ما يرتبط بالقابلة المتوية غدة أو يصحح النسيج الطلاقي بها غدى حيث يوفر إفرازات مغذيه للحيوانات المتوية المخزنة بها .

غدد مساعدة تناسلية Accessory glands : تنشأ الغدد المساعدة التناسلية من الغرفه التناسلية أو من المهبل ، ولكن في الحشرات التابعة Acrididae تكون هذه الغدد عبارة عن امتداد للطرف البعيد لكل من القناتين المبيضيتين الجانبيتين (شكل ٨ - ١٥) .

في حالة غياب الغدد المساعدة قد تكون خلايا جدر القنوات المبيضية غدية كما في فصيلة Pyrgomorphidae (د . س . أندرسون D. S. Anderson عام ١٩٦٥) وأثناء وضع البيض قد تفرز هذه الغدد مادة تقوم بلمصق البيض على اسطح البيقة ولذلك قد تعرف بالغدد الضمغية Collateral glands ولكن هناك حالات تخصص فيها الغدد بإفرازات خاصة - فمثلا تضع أنثى صراصير جنس *Periplaneta* البيض داخل كيسي بيض *ootheca* يتركب من مادة مدبوغه شبيهة بالجلد تقوم بإفرازها الغدد المساعدة التناسلية في هذا الجنس تفتح الغددتين في الغرفه التناسلية وتتركب كل منها من مجموعه أنابيب متفرعه مبطنه بالجلد . وتختلف أنواع هذه الخلايا الغديه في مناطق الغدد المساعدة فمثلا في الغده اليسرى ، والتي تكون اكبر حجما من الغده اليمنى ، ينتشر ثلاث انواع من الخلايا الغديه ولكن تشترك جميعا في أنها تفتح بواسطة الجهاز الطرفى *end apparatus* الذى يمثل السطح الإفرازى للخلية . ويتركب هذا الجهاز من انضمام داخل للحافة الحرة للخليا ويبرز منها مخلات دقيقة *microvilli* (شكل ٨ - ٧) . في خلايا الجزء الطرفى البعيد (النوع الرابع تبع وصف برونيت Brunet عام ١٩٥٢) تكون أطراف الحفلات الدقيقة حرة ولكن خلايا الجزء القريب (أى النوع الثانى والثالث) تنشئ بحويصلات كثيفه وتشغل خلايا النوع الرابع معظم حجم الغده وغالبا تشترك مع خلايا النوع الثانى في إنتاج البروتين الذى يدخل في تركيب كيسي البيض بالإضافة إلى ذلك تنتج هذه الغده بيتا جلوكوسيد لحمض *protocatechuric acid* وانزيم الأكسيديز ، والآخر غالبا تفرزه خلايا النوع الثانى . بعد فترة قد تصبح خلايا النوع الرابع عديمة النشاط ويحل محلها النوع الثالث . أما بالغدة المساعدة التناسلية بالجهة اليمنى فيوجد نوعان من الخلايا الإفرازية وكلاهما يظهران كخلايا عماديه وبهما الجهاز الطرفى . وتفرز انزيم بيتا جلوكوسيديز الذى يحمر حمض *Protocatechuric acid* من بيتا جلوكوسيد وذلك عندما يختلط افراز الغددتين اليمنى واليسرى بالغرفه التناسلية . وبواسطة الانزيمات المؤكسده يتأكسد حمض *Protocatechuric acid* إلى كينين الذى يدبغ البروتين إلى ماه شبيه بالجلد (برونيت ، Brunet عام ١٩٥٢ ، ميرسر وبرونيت Mercer & Brunet عام ١٩٥٩) .

وتفرز الغدد التناسلية المساعدة الإفراز الرغوى الذى يغطي كتلة بيض الجراد والنطاط والماده الجيلاتينية التى تغلف بيض جنس *Chironmus* (رتبة ثنائية الأجنحة) وفي جنس *Hydrophilus* (رتبة غمدية الأجنحة) تفرز الغدد المساعدة الخيطوط الحريري المكونة للشرنقة التى تضع الأنثى البيض بداخلها . وفي هذه الحالة بمساعدة الأرجل الأمامية تشكل الشرنقة على هيئة بطن الحشرة ، وأثناء وضع البيض بداخلها تسحب البطن . وفي النهاية يتم على الشرنقة وتطفو على سطح الماء وتزود « بشراع » من إفرازات حريري طوله حوالى ١,٥ سم والذى يؤدي وظيفة تنفسية .

وتؤدي الغدد المساعدة التناسلية وظائف عديدة في إناث رتبة غشائيه الأجنحة . فمثلا تفرز المادة السامة التي تؤدي إلى شلل الفريسة في الحشرات التابعة لفصيلة *Pompilidae* وغيرها من الحشرات ، وكذلك تفرز المادة السامة التي تستخدم في أغراض دفاعية كما في النحل من جنس *Apis* وكذلك النمل . توجد غدد أخرى تقوم بتليين آله وضع البيض وفي كثير من أنواع النمل تفرز الفرمون الذي يستخدم في تعقب الأثر ، وهذا الفرمون يخرج من الجسم من خلال آله اللسع .



شكل (٨ - ٧) : شكل توضيحي للعدة الصفحة اليسرى في الصرصور في جنس *Periplaneta* مبياً أنواع الخلايا للفرزة ومكانها (من برونث سنة ١٩٥٧ Brunet ومومر برونث سنة ١٩٥٩ Mercer and Brunet) .

٨ - ٤ مراحل تكوين البويضات

Oogenesis

بكل أنبوبة مبيضية جزء طرق يعرف بالمنطقة الجرثومية *germarium* وبها يتم تكوين البويضات من أمهات البيض *oogonia* وجزء قاعدى يعرف بالمنطقة المحية *vitellarium* وبها تنمو البويضات ويرسب بها المح . تمثل المنطقة المحية في الحشرات اليافعة الجزء الأكبر من الانبوبة المبيضة .

وتحتوى المنطقة الجرثومية على طلائع الخلايا الحويصليه *prefollicular cells* و أمهات البيض ومشتقاتها . تنشأ أمهات البيض مباشرة من الخلايا الجرثومية الأصلية ، وفي ذباب الدروسيفيلا يوجد من ١ - ٢ من هذه الخلايا

فقط . وعند انقسام إحدى الخلايا البوية daughter cells تقوم بوظيفه الخلية المغذيه أما الأخرى فتتحول إلى امهات بيض وتنمو إلى بويضة . تنتقل البويضات إلى الخلف بالانبوه المبيضي وتزداد في الحجم ، وأثناء تركها المنطقة الجرثومية تغلف بنسيج من طلائع الخلايا الحويصلية الذى سيكون الخلايا الحويصلية . في البداية يتركب هذا النسيج من ٢ - ٣ طبقات ولكن يتحول إلى صف واحد من الخلايا . ويستمر نمو البويضات ، ونجارى الخلايا الحويصلية زياده حجم البويضات بالانقسام الخلوى بحيث يتحول النسيج الحويصل إلى صف واحد من الخلايا المكعبه او العماديه الشكل . فمثلا في ذباب الدروسوفلا يزداد عدد الخلايا الحويصلية التى تحيط بكل بويضة من ٨٠ إلى ١٢٠٠ خليه .

وتعتبر مرحله ترسيب المح مرحله النمو السريعه للبويضات ، ولكن خلال تلك المرحله لا تنقسم الخلايا الحويصلية وبالتالي تمتد حول البويضة وتتخذ شكل نسيج طلائى بلاطى . ومع ذلك قد يستمر انقسام النواه بدون انقسام خلوى وبالتالي قد تظهر خلايا حويصلية ثنائية الأنويه أو عديده الصبغيات وقد يفيد هذا في الاحتفاظ بنسبه متناسيه من الماده الوراثية التى تُنشط التحليلت يستولازم هذه الخلايا الكبيرة نسبيا .

ينمو البويضات تزداد النواه معها في الحجم ويرجع ذلك أساسا إلى انتاج المزيد من الجبله النوويه ، وتنتشر بها الخيوط الكروموسومية وتفقد خاصيتها للصبغ القاعدى . تسمى النواة حينئذ بالحويصله الجرثومية germinal vesicle وأثناء مرحله نمو البويضات تزداد النواة في الحجم تبعاً لذلك ولكن أثناء فترة ترسيب المح تزداد البويضة بسرعة في الحجم وبالمقارنه الحويصله الجرثومية بها تصبح صغيرة نسبيا (سيشاتشر ، باجا Seshacher & Bagga) عام ١٩٦٣) . وتحتوى الأنبوه المبيضي النموذجية على سلسلة خيطيه من البويضات في مراحل نمو متتاليه ، أكثرها نمو توجد بقاعده الأنبوه وأبعد مكانا من المنطقة الجرثومية (شكل ٨ - ٧) . تعرف البويضة والنسيج الحويصل المحيط بها بالحويصله البيضية egg follicle ويفصل بين الحويصلات المتتاليه نسيج بين حويصل inter follicular tissue الذى ينشأ من طلائع الخلايا الحويصلية . يختلف عدد الحويصلات البيضية في أنبويه مبيضييه ناضجه باختلاف انواع الحشرات ولكنه يكون ثابتا تقريبا في النوع الواحد . فمثلا في الجراد الصحراوي يوجد حوالى ٢٠ حوصلة بيضييه وهذا العدد يبقى تقريبا ثابتا حتى بعد وضع الأنثى لبيض مما يدل على أن بويضات جديدة يتم تكوينها للتناسب مع التبويض (د . س . أندرسون D. S. Anderson عام ١٩٦٦) . وفي جنس *Oncopeltus* يوجد حوالى ثمانية حوصلات بيضييه بكل أنبوه مبيضييه و ٦ حوصلات في ذباب دروسيفلا ، في حين توجد واحده فقط في انثى جنس *Melophagus* في كل أنبوه مبيضييه .

في معظم الحشرات لا يكتمل الانقسام الإختزالى في المبيض ولكن البويضات تترك الأنبوه المبيضييه وهى في المرحله الاستوائيه metaphase من إنقسام التضج الأول . وهذا لا ينطبق على الحشرات التى تلد احياء مثال جنس *Heminerus* (رتبة جلديه الأجنحة) أو في بق الفراش (رتبة نصفيه الأجنحة) وأجناس الحشرات الأخرى التى يحدث بها إحضاب البيض داخل المبيض ، ففي مثل هذه الحالات ينتهى نضج البيض وهو بداخل المبيض .

٨ - ٤ - ١ أنواع الأنابيب المبيضييه

تقسم الأنابيب المبيضييه عادة إلى : أنابيب مبيضييه عديمه الخلايا المغذيه panoistic ovariole حيث لا يوجد بها

خلايا مغذية متخصصة ، أو إلى أنابيب مبيضة ذات خلايا مغذية meroistic ovariole الذى تمتاز بوجود خلايا مغذية متخصصة والآخر تنقسم إلى : أنابيب مبيضة ذات خلايا مغذية طرفية teleotrophic ovariole حيث توجد الخلايا المغذية طرفية في المنطقة الجرثومية ، وإلى نوع عديد الخلايا المغذية polytrophic ovariole حيث يصاحب كل بويضة عدد من الخلايا المغذية وتغلف معها بالنسيج الحويصلي .

أنابيب مبيضة عديمة الخلايا المغذية : في هذا النوع من الأنابيب لا يوجد خلايا مغذية . وهو مميز لحشرات الرتب الأوليه مثال ، رتب ذات الذنب الشعرى ، الرعاشات ، مستقيمه الأجنحه ، ورتبة Plecoptera ، مشابه الأجنحة . وتعتبر حشرات رتبة اليراعث Siphonoptera الوحيدة من مجموع الحشرات ذات التحول التام التى يوجد بها هذا النوع من الأنابيب .

وقد يوجد طلائع النسيج الحويصلي على هيئة خلال منفصله شكل (٨ - ١٨) وكما في السمك الفضى (رتبة الذنب الشعرى) يتركب من مدج خلوى .

أنابيب مبيضة ذات خلايا مغذية طرفية : يمتاز هذا النوع من الأنابيب بوجود نسيج مغذى بالمنطقة الجرثومية مع أمهات البيض والبويضات الأوليه . يتميز هذا النوع في رتب الحشرات نصفه الأجنحة وفي كثير من حشرات رتبة غمدية الأجنحة من تحت رتبة بوليفاجا Polyphaga .

وتنشأ الخلايا المغذية مع البويضات من خلايا أمهات البيض ، وفي بعض الأجناس يستمر انتاج الخلايا المغذية والبويضات طول حياة الحشرة اليافعة ، ولكن في جنس *Oncopeltus* يكتمل انقسامات أمهات البيض في الطور البرق وبالتالي عند خروج الطور اليافع توجد بالمنطقة الجرثومية نسيج مغذى فقط (شكل ٨ - ٨ ب) كذلك في هذا الجنس يمكن تقسيم النسيج المغذى إلى ثلاث مناطق :

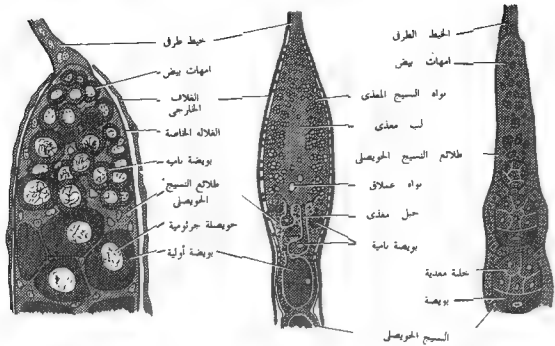
١ - منطقة بها خلايا واضحة مميزة وتنقسم انقسام غير مباشر قبل أن تنتقل للمنطقة التالية .

٢ - منطقة تظهر بها الخلايا بدون جدر خلوية واضحة والأنوية تبدو أكبر من تلك الموجودة بالمنطقة السابقة وتتجمع في مجاميع .

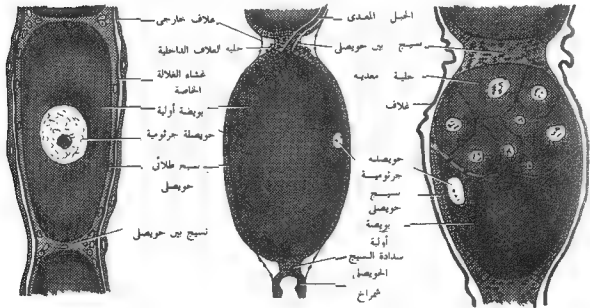
٣ - منطقة تزداد أنوية الخلايا بها في الحجم ويرجع ذلك إلى إلتحام العديد منها ، وتشغل الأنوية مكانا جداريا وبالتالي فالستوبلازم المثل لللب المغذى يشغل مكانا مركزيا في الأنوية المبيضة . تهاجر بعض الأنوية من المحيط الخارجى إلى اللب وأثناء ذلك قد تلتحم بعضها ببعض مكونه أنوية عملاقه ولكن سرعان ما تتحلل محرره محتوياتها بالاستيوبلازم .

وفي جنس *Gerris* (رتبة نصفه الأجنحة الغير متجانسه) تتحلل بعض الخلايا المغذية إلى لب مغذى والبعض الآخر يحتفظ بهيمته . وهذه الخلايا توفر الماده التى تنبت من الأنوية إلى اللب على طول خيوط سيتوبلازميه (إيشنبورج ، دانلوب Eschenburg & Dunlop عام ١٩٦٦) . وفي جنس *Tenebrio* يستمر النسيج المغذى على شكل خلايا محدده وبهذا الجنس لا يتكون لب مغذى .

الظف البعيد من أنبوه ميصه



طرف غریب من اہویۃ میہیہ



عبدالله بن الحارث بن عبدالمطلب

ب. خلايا معذية عظمية

جـ عديدة الحلول الملهمة

شكل (٨-٨): شكل توضيحي موضعا تركيب المنطقة الطرية لأثرية حيث المنطقة الجرومية (الرمس الذوي) والمنطقة القوية لأثرية مبيضة جا
 هضات دامه (الرمس السفلى) في أثرية مبيضة من النوع (أ) عديمة الخلايا المظلمة (ب) ذات خلايا مظلمة طرية و (ج) عديدة الخلايا المظلمة (ح) عن
 بنها Bonhag سنة ١٩٥٨ وديلي Davay سنة ١٩٦٥ أ

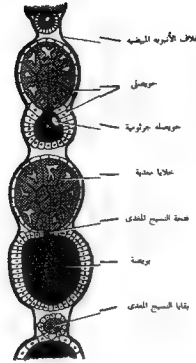
وتوجد البويضات وطلائع النسيج الحويصل خلف النسيج المغذى وكما في أنواع الأنايب المبيضية الأخرى تغلف البويضات بالخلايا الحويصلية أثناء مغادرتها المنطقة الجرثومية ولكن تظل كل بويضة متصلة بالمنطقة الجرثومية بواسطة حبل مغذى nutritive cord الذى يمتد إلى النسيج المغذى ، ويستطيل هذا الحبل المغذى بانتقال البويضة إلى أسفل بالانبوبه المبيضية ، واخيرا عند ترسيب المح بالبويضة يتحلل الحبل المغذى ويكتمل النسيج الحويصل حول البويضة . في رتبة غمديه الأجنحة يظهر الحبل المغذى كامتداد رفيع ، حيث ينشأ بشكل فردى من كل خليه مغذيه وبالمقارنه فالحبل المغذى يكون اسماك قطرا في رتبة الحشرات نصفه الأجنحة الغير متجانسه . وفي حالات أخرى يكون الحبل المغذى غائب كليا .

أنايب مبيضية عديمه الخلايا المغذيه : في هذا النوع تغلف خلايا المغذيه مع البويضات بالنسيج الحويصل . (شكل ٨ - ٨ ح) ويوجد هذا النوع في رتب حشرات جلدية الأجنحة وفي القمل وفي جميع الحشرات ذات التحول التام فيما عدا رتبة Siphonaptera . تشغل أمهات البيض الجزء الطرف من المنطقة الجرثومية ويصل عددها إلى حوالى ٥٠ في دور سفلا . تنقسم كل خليه من امهات البيض إلى بويضه وخليه مغذيه ولكن هذا الانقسام يكون غير كامل اذ تظل الخليتين متصلتين عن طريق جسر سيتوبلازمى . قد تحدث انقسامات اخرى وهذه ايضا غير كامله الانقسام وبالتالى ينتج مركب من خلايا ذات اتصالات بينيه (شكل ٨ - ٩) . وتكون الجسور السيتوبلازميه غايبه في بعض *Aedes* (رتبة ثائثة الأجنحه) ، وغالبا في هذه الحاله يكون انقسام الخليه كامل (روث ، بوتر ، Roth & Porter عام ١٩٦٤) .

عند الخلايا المغذيه التى تصاحب كل بويضه يميز لكل جنس ، ولو أنه في تلك الأجناس التى تمتاز بوجود خلايا مغذيه بأعداد كبيره قد يحدث تفاوت في عددها المصاحب لكل بويضه . وعدد الخلايا المغذيه بكل حويصله يبيضا قد يكون واحده فقط كما في حشرات رتبة جلدية الأجنحة ، أو سبعة خلايا في جنس *Aedes* و *melophagus* من رتبة ثنائية الأجنحة ، أو خمسة عشر خليه في ذباب النور سفلا *Dytiscus* (رتبة غمديه الأجنحة) أو ٤٨ خليه في اجناس *Bombus* ، *Apis* من رتبة غشائيه الأجنحة أو ١٢٧ في خنافس *Corobus* (رتبة غمديه الأجنحة) .

وثناء الانتقال من المنطقة الجرثومية ، تحتل البويضات دائما مركز خلفى للخلايا المغذيه وتحاط معاً بنسيج طلائى مشترك الذى يتخذ شكل خلايا مغلطحه أعلى الخلايا المغذيه وخلايا مكعبه حول البويضات ، وتتغمد من النسيج الحويصلى للداخل محدثه انفصال بين البويضة والخلايا المغذيه إلا في منطقة ثقب وسطى (شكل ٨ - ٨ ح) ، أما حشرات رتب شبكيه وغمديه وغشائيه الأجنحة فالخلايا المغذيه بها توجد في حوصله منفصله منذ البدايه (شكل ٨ - ١٠)

في بادئ الأمر ، تكون الخلايا المغذيه اكبر من البويضات ، وتتضخم انويه الخلايا المغذيه بدرجة ملحوظة فمثلا في جنس دورسوفيل انويه تزداد الخلايا المغذيه في الحجم إلى حوالى ٢٠٠٠ مرة وتضاعف الكروموسومات من ٨ - ٩ مرات وبالتالي ينتج Polytene Chromosomes .



شكل (٨ - ١٠) : رسم توضيحي لبقرة من أنوية نحيبه عليها الخلايا المغذية في حفرة من جسد *Bombus* وبها الخلايا المغذية تكون حويصلة مستقلة عن البويضة . (عن هوبكنز وكينج سنة ١٩٦٦ Hopkins and King) .

لا تلتصق الخيوط الكروموسومية ولكن تكون كتلة متشابكة بالنواة . في ذباب دورسوفيل أنويه الخلايا المغذية المجاورة للبويضة أكبر حجما والكروموسومات بها تضاعف مره أكثر من أنويه الخلايا المغذية الأبعد مكانا من البويضة . وبالتالي الأولى تفقد DNA والثانية لا تفقده . في مراحل المتقدمه تبدأ الخلايا المغذية في الانكماش وتنحلل كليا وأثناء ذلك تفصل عن البويضات بواسطة الخلايا الخويصليه . وقد تم وصف مراحل تكوين البويضات في *Drosophila* بالتفصيل بواسطة (كومنجر ، كنج Cummings & King عام ١٩٦٩ .

٨ - ٤ - ٢ نمو البويضات

مرحلة نمو البويضات يمكن تقسيمها إلى فترتين : فترة أولى ، وهى فترة بطيئه نسبيا والتي تنمو فيها البويضات والخلايا المغذية في حاله وجودها ، بمعدل متساوى تقريبا . في تلك الفترة تنتقل مواد أساسيه إلى البويضات . وفترة ثانيه وفيها يكون معدل نمو البويضات سريع نتيجة ترسيب المح بها . ولكن ليس معنى ذلك انتهاء عمليات حيويه أخرى ، وتعرف باسم عمليه ترسيب المح *Vitellogenesis* .

في الأنابيب المبيضيه ذات خلايا مغذيه ، أثناء مرحله النمو وقبل ترسيب المح ، تمر الاحماض النوويه DNA ، RNA وبروتينات وليبيدات وأحيانا كربوهيدرات من الخلايا المغذيه إلى البويضات ، كذلك لوحظ في بعض

الحالات مرور أجسام سباحية وريوسومات . وتتميز تلك الفترة أيضا بنشاط للخلايا الحويصلية والخمالات الدقيقة على جدارها الداخلي وتندمج مع جدار البويضة . وشوهدت كذلك عملية حذف لأطراف الخمالات *Pinocytosis* من على غشاء البويضة مما يدل على أن المواد التي به هي غالبا من الخلايا الحويصلية ، وتنقل إلى البويضات (إ . أندرسون , E. Anderson عام ١٩٦٤) . نشاط تخليقي قد يتم أيضا بالبويضات نفسها كذلك شوهد في العديد من الحشرات طرد لبعض مواد نووية من الحوصلة الجرثومية إلى سيتوبلازم البويضة .

في الأنابيب المبيضية ذات الخلايا المغذية الطرفية وجد DNA من أنوية الخلايا المغذية في اللب المغذي ولكن لم يسجل إنتقاله إلى الحبل المغذي ، ومع ذلك يعتقد أن هذه الأحماض النووية تنقل إلى البويضات . ويتم أيضا انتقال DNA من الخلايا المغذية إلى البويضات في الأنابيب المبيضية عديدة الخلايا المغذية وهناك احتمال أن تقوم الخلايا الحويصلية أيضا بذلك .

وتلعب مادة RNA دورا أساسيا في التحكم في التمثيل البروتيني بالبويضات في الأنابيب المبيضية ذات الخلايا المغذية حيث يتحصل على هذه المادة من الخلايا المغذية ، إذ تعتبر الوظيفة الرئيسية للخلايا المغذية هي توفير مخزون من الريبوسومات اللازمة للتخليق البروتيني بالبويضة أثناء مراحل النمو الجنيني الأولى . وفي معظم الخلايا تعتبر النواه مصدر ريبوسومات السيتوبلازم ، ولكن في فترة نمو البويضات لا يوجد دليل على تخليق RNA بنواة البويضة حيث تكون الكروموسومات إما في صورة مبعثرة أو على هيئة جسم غير مظلم أو *Karyosome* . أما في حالة الأنابيب المبيضية عديدة الخلايا المغذية تأخذ كروموسومات نواة البويضات شكل مصباح شعاعي *Lamp brush* مما يدل على نشاط في إنتاج RNA كذلك شوهد ترغم للنوية وانتقال مواد نووية إلى السيتوبلازم ، مما يثبت في هذه الحالة أن نواه البويضات تعتبر مصدر RNA (تelfer عام ١٩٦٥) .

٨ - ٤ - ٣ عملية ترسيب المح

عملية ترسيب وافراز المح تم في البويضات بالجزء السفلي من الانبوبة المبيضية مؤديا إلى حدوث زيادة مريعة في حجمها . في *Drosophila* تزداد البويضة في الحجم ١٠٠,٠٠٠ مره اثناء مرحله تطورها التي تستغرق ثلاث أيام منذ تركها المنطقه الجرثومية . وفي جنس *Nomadocris* (رتبة مستقيمة الأجنحة) تزداد البويضات في الطول من ٢ مم إلى أكثر من ٦ مم خلال أسبوع واحد تقريبا ، وعادة تتركز عملية ترسيب المح في البويضة القاعدية وتبقى البويضة التي تعلوها صغيرة نسبيا إلى أن تخرج البويضة القاعدية (الأولى) . إذا هناك فترات زمنية بين مراحل التبويض المتتالية تتحدد بمعدل ترسيب المح .

وفي بعض الحشرات التي لا تغذي وهي بالطور اليافع كما في بعض حشرات رتب حرشفيه الأجنحة و ذباب مايو ورتبه *Plecoptera* تم عملية ترسيب المح في العمر اليرقي الأخير أو في طور العنقاء . أما في الحشرات الأخرى فيوجد بالطور اليافع فترة ضرورية تَحْضَج البيض قبل إتمام التبويض به ، عادة لا تتجاوز هذه الفترة أيام معلوده إلا عندما تدخل الحشرة اليافعة في فترة سكون قضي هذه الحالة تطول فترة نضج البيض جدا .

إذاً في الحشرات يجب التمييز بين وصول الحشره إلى الطور اليافع أو الكامل ومرحلة النضج الجنسي . وبعد النضج الجنسي يتوالى التبويض على فترات منتظمة .

تتركب مادة الملح من بروتين وكربوهيدرات وليبيدات في حين أن الجليكوجين وجد في مخبيض بعض الحشرات . ويكون الملح البروتيني أكثر انتشارا حيث تكون البويضات غنية جداً به . ولأنواع المختلفة من الملح مصادر مختلفة وسنذكر وسيتعامل كل نوع على حدة :

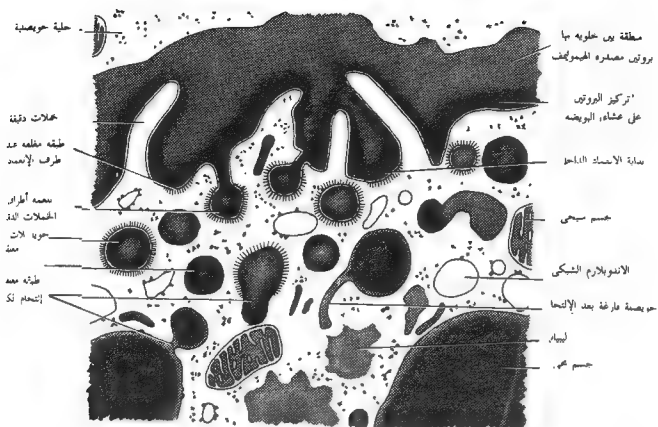
الملح البروتيني Protein yolk : يشتق البروتين الذى يدخل في تركيب الملح من بروتينات الدم . وفي جنس *Hyalophora* (حرشفيه الأجنحة) يوجد نوع معين من البروتينات بهيمولف الأثنى لا يوجد في الذكر . ويمتص هذا البروتين بواسطة البويضات ، وتنقل بروتينات أخرى بالدم إلى البويضات ولكن بنسب أقل . وقد يرجع ذلك إلى عملية امتصاص اختياريه لبروتينات الدم بواسطة غشاء البويضة . وسجل اختلاف انواع البروتينات في ذكور وإناث الحشرات في رتبتي حرشفيه ومستقيمة الأجنحة وقد يثبت ذلك نشوء بروتينات خاصة لازمه لتخليق الملح بالأثنى ، ومنشأ هذه البروتينات غير معروف بالضبط ولكن غالبا يرجع إلى الجسم الدهنى .

في مرحلة افراز الملح في أنثى أجناس *Calliphora, Aedes, Panorpa, Hyalophora* ينسحب النسيج الحويصلى من تجاه غشاء البويضة مع ظهور فجوات بين الخلايا الحويصليه مسهلا للميمولف الوصول على سطح البويضة حيث أن غلاف الغلالة الخاصه يعتبر منفذاً للجزيئات الكبيرة . وتظهر ماده بروتينه غالبا في المساحه حول البويضة وتتركز على الغشاء الخلوى المحيط بها *oolemma* (شكل ٨ - ١١) ويتم بلعمة هذه الماده (*Pinocytosis*) وتظهر هذه الماده بالغشاء الخلوى بدليل ظهور حافه مخططة على هيئة فرشاه بالسطح الداخلى للغشاء المواجهه للبويضة . في العوض من جنس *Aedes* يزداد عدد أجسام الماده المتبلعمة اثناء ترسيب الملح ١٥ مرة عن المرحلة السابقه حيث يظهر حوالى ٣٠٠,٠٠٠ منها على المحيط الخارجى للبويضة المواجهه للخلايا الحويصليه (روث ، بورتر ، Roth & Porter) عام ١٩٦٤ . وتنفصل الأجسام المتبلعمة على هيئة حويصلات سرعان ما تلتحم معا ، وفي مرحله تاليه يحدث تبلور لمحتوياتها مكونة كرات الملح . في جنس *Hyalophora* يلزم حوالى ١,٠٠٠,٠٠٠ حوصلة لتكون كرة مخ واحد .

وظيفة الخلايا الحويصليه اثناء ترسيب الملح غير واضحة بالضبط . وإنفصالها عن سطح البويضة قد يوفر فقط طريقه لدخول البروتينات ، ولكن من جهه أخرى يلاحظ أن خلال فترة ترسيب الملح يظهر نشاط تخليقى في سيتوبلازم الخلايا الحويصليه ، كذلك في بعض الحشرات ينحل عدد من الخلايا الحويصليه بعد فترة افرازية أثناء ترسيب الملح . ومن الممكن أن هذه الخلايا توفر مادة تنتقل إلى المسافه بين الخلوية وتمتص بواسطة البويضات مع بروتينات الدم . ويبدو أن هذا صحيح في حشرة *Bombus* حيث أن الخملات الدقيقة يزداد عددها وطولها في المنطقة المقابلة للخلايا الحويصليه (هوبكنز ، كنج Hopkins & King عام ١٩٦٦) .

قد يقوم سيتوبلازم البويضة بتخليق بروتين حيث أنه يكون غنى جدا بمحمض RNA . ويقترح على الأقل في الصراصير من جنس *Periplaneta* أن هذا التخليق ضرورى للحفاظ على انتاج الملح (إ. أندرسون E. Anderson , عام ١٩٦٤) .

في *Anisotabis* ماده عديده السكر تنشق من الخلايا المغذيه وتشارك في تكوين المركب المعقد (البروتين - كربوهيدراتى) (بونهاج Bonhag) عام ١٩٥٦ .



شكل (٨ - ١) : رسم موضح دخول البروتين عن طريق أطراف المخملات الدقيقة وإدماج هذا البروتين في أجسام المح في بويضة البعوض من جنس *Aedes* (عن روث وبورتر سنة ١٩٩٤ Roth and Porter)

أثناء ترسيب المح في رتب غشائية وحرشفية الاجنحة وغيرها من الحشرات ، يظهر بالسيتوبلازم المحيطي حويصلات شديدة الشبه بالنواه ولذلك تسمى بانويه محيه ثانويه . تطرد هذه الحويصلات من النواه ويزداد عددها نتيجة الانقسام . هذه الحويصلات يظهر بها جدار مزدوج ، وفي جنس *Bombus* تظهر بداخلها جسمين ، احدهما يزداد في الحجم اثناء فترة ترسيب المح . وتحتوى أيضا على RNA ولذلك يعتقد أن هذه الحويصلات علاقة بالتحكم في التقاط البروتين في عملية Pinocytosis وكذلك قد تتحكم في انتاج الغشاء المحي الذي يحيط بالبويضة بدليل اختفاء هذه الحويصلات عند الانتهاء من تكوين هذا الغشاء (هوبكنز Hopkins, عام ١٩٦٤) .

المح الليبيدي : Lipid yolk : الليبيدات التي تدخل المح تنشأ في البويضات من أجهزة جولجي ، حيث تمتلئ حويصلات هذا الجهاز بالليبيدات وتنمو وتتطور إلى أجسام مح ليبيديه ، واثناء ذلك يحدث تغير لتركيب الليبيدات . ففي البداية يظهر فقط قطرات فسفوليبيديه ، يلي ذلك ظهور قطرات بها جلسرات ثلاثيه يحيط بها غلاف من فسفوليبيدات واخيرا تبقى قطرات متجانسه من جلسرات ثلاثيه . ويعتقد أن هذه تمثل خطوات متتاليه من تكون

المح الليدى وأن الفسوليدات تستغل في تخليق صفائح المح (ميشاتشر ، باجا Seshacher & Bagga) عام ١٩٦٣ .

وقد تلعب الخلايا الحويصلية دورا هاما في نقل البيدات إلى البويضات وفيما عدا البعوض من جنس *Culex* وفي الحشرات التي بها أنابيب مبيضة ذات خلايا مغذية تحصل على اللييدات من الخلايا المغذية في مرحلة مبكرة من نمو البويضات .

الجليكوجين glycogen : لا يوجد الجليكوجين في بويضات جميع الحشرات ، وفي حالة وجوده يستمد من الخلايا المغذية ومن الخلايا الحويصلية . في جنس *Bombus* و *Anisolabis* تمثل سكريات الميمولف إلى جليكوجين بداخل الخلايا المغذية والذي ينتقل بعد ذلك إلى سيتوبلازم البويضات (بونهاج Bonhag) عام ١٩٥٦ ، هوبكنز ، كنج Hopkins & King عام ١٩٦٣) . وفي حشرات أخرى يظهر الجليكوجين في البويضات بعد تحلل الخلايا المغذية في هذه الحالة يعتقد أن الجليكوجين يشتق من الخلايا الحويصلية ، وفي النحل جنس *Apis* يخلق من الجلوكوز في سيتوبلازم البويضة .

٨ - ٤ - ٤ تكوين الغشاء المحي

الغشاء المحي يعتبر الغشاء الخارجى للبويضة . يفرض هذا الغشاء عند الانتهاء من ترسيب المح ، وفي بعض الحالات يعدل الغشاء البلازمى الموجود إلى الغشاء المحي وفي حالات أخرى يتكون في المسافة البينية بين الخلايا الحويصلية والبويضة ، حيث تكثف قطرات من مواد معينة لتكون هذا الغشاء ، وهذه القطرات تستنبط من الخلايا الحويصلية والبويضة معها .

٨ - ٤ - ٥ تكوين قشرة البيضة

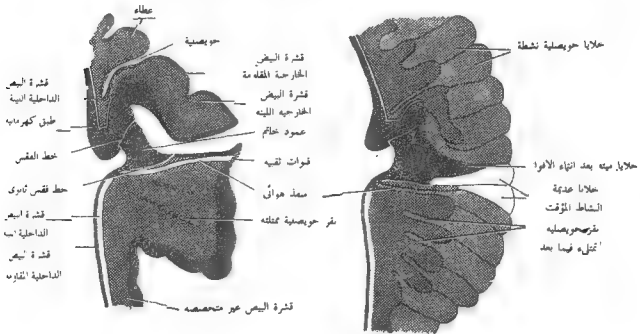
تكون قشرة البيضة من افرازات الخلايا الحويصلية فقط ، ولو أنه في فصيلة *Acrididae* تشترك معها افرازات من قناة المبيض المشتركة وتعرف قشرة البيضة التي تفرزها الخلايا الحويصلية بالكوربيون (بالصدفه) ، ويتركب من طبقتين : قشرة البيضة الداخلية endochorion وقشرة البيضة الخارجيه exochorion ، وعلى الأقل في جنس *Rhodnius* هاتان الطبقتان غير متجانستان كيمائيا ، ويتطلب تكوينها سلسلة افرازات متتالية تبدأ بإنتاج قشرة البيض الداخلية عن طريق افراز قطرات من الفينولات العديدة ترسب على الغشاء المحي ، ثم انتاج ماده بروتينية تدبغ بعد فترة وتصبح مقاومة نتيجة إضافة المزيد من قطرات الفينولات العديدة كذلك تكون قطرات هذه المادة طبقة أخرى أعلى الطبقة البروتينية على ذلك تكوين طبقة ذات لون كهرماني نتيجة إضافة زيت إلى البروتين المدبوغ وهذه تلتصق مع طبقة بروتين ثانية أعلى الطبقات ولا تكون الطبقة الأخيرة متجانسة حيث يسرع من ترسيبها عند حواف الخلايا الحويصلية عن منتصف هذه الخلايا ، ولذلك تظهر نقر في قشرة البيضة في الجزء المقابل للخلية . يدبغ هذا البروتين أيضا ولكن بصورة أضعف من يدبغ الطبقة الداخلية .

تضاف قشرة البيض الخارجية أثناء مرحلة ثانية افرازية للحلايا الحويصلية . وعلى عكس الطبقة الداخلية لا

يحدث بها أى تعديل بعد إفرازها . ويبدأ تكوين قشرة البيضة الخارجية بإفراز مادة بروتين لييدى lipoprotein أعلى طبقة قشرة البيض الداخليه والمزيد منها حول حواف الخلايا الحويصلية وبالتالي تملأ النقر المتكونه سابقا ولإتمام تكوين قشرة البيضة يضاف المزيد من البروتين اللييدى ليكون طبقة متجانسه مقاومه .

قد يظهر بقشرة بيض كثير من الحشرات رسوم أو علامات سداسيه الاضلع ، وهذه قتل بصمات الخلايا الحويصلية المفرزة للقشرة (ييمنت Beament عام ١٩٤٦ - ١) .

وترتبط أماكن متخصصه من قشرة بيض *Rhodnius* بإفراز نفس المواد كالتى تفرز على السطح الكلى للبيضة ولكن بنسب مختلفه أو قد تلتفى كليا . إذن هناك حلقات خلويه فى النسيج والتي بواسطه تميز إفرازى ينتج عنه غطاء البيضة ، ووصله اتصال الغطاء مع قشرة البيضة وكذلك النقر والمنافذ الهوائية (شكل ٨ - ١٢) (ييمنت Beament عام ١٩٤٧) . فمثلا الخلايا التى تنتج الوصله لا تنتج قشرة البيض الخارجيه وتظهر المنافذ الهوائية على هيئة نقر حويصليه عميقه شبيهة بالنقر الضحله التى تنتج بواسطه الخلايا الحويصليه الأخرى



أ - عام

ب - ناهى

شكل (٨ - ١٢) : قطاع فى قشرة بيض حشرة *Rhodnius* عند منطقة إصصال غطاء البيضة مع بقا قشرة البيضة . (أ) عند الإنتهاء من ترسيب قشرة البيض ، (ب) فى مرحله الفراز قشرة البيض بواسطه الخلايا الحويصليه (عن ييمنت Beament سنه ١٩٤٦ ب) .

فى فصيلة *Acrididae* تقوم قناه المبيض المشتركه بإفراز قشرة بيض إضافيه extrachorion أعلى قشرة البيض الخارجيه ، وتفرز هذه على هيئة طبقة متجانسه ومتساويه السمك ولكن تبدأ فى الانكماش والبيض مازال فى قناه المبيض ويستمر ذلك حتى بعد وضع البيض ، وعملية الانكماش غير متساويه ومن ثم تظهر بعض جزر من قشره البيضة الخارجيه وبالتالي يظهر سطح البيض بنقوش مميزة (هارتلى Hartley عام ١٩٦١) .

٨ - ٤ - ٦ العوامل التي تتحكم في تكوين البويضات

يعتمد نمو وتكوين بويضات ناضجة على توافر ظروف يئيه مناسبه وعلى عوامل أخرى تختلف أهميتها باختلاف اجناس الحشرات (جوهانسون Johansson عام ١٩٦٤ ؛ نوريس Norris عام ١٩٦٤). فمثلا في العديد من الحشرات التي تمتاز بالسكون في طور الحشرة اليافعة ، يحدث النضج الجنسي للحشرة تحت ظروف النهار الطويل ودرجات الحرارة المرتفعة . يعتبر توافر الغذاء المناسب ايضا من العوامل المهمة وفي حالة غياب أو قلة المواد البروتينية قد تفقد الحشرات القدرة على نضج البيض . وفي كثير من أجناس البعوض وبق الفراش تحتاج الحشرة إلى وجه دم غذائية قبل ان تنتج بيض ، هذا بالرغم من أن البعوض يستطيع أن يعيش لفترات طويلة بالتغذية على مادة سكرية . وفي اناث الجرارد من جنس *Schistocerca* يعجل وجود ذكور ناضجة معها من مرحلة تكوين البيض بها .

لا يحدث تكوين البيض إلا عند توافر قدر كاف من البروتين في الغذاء . أما تأثير الظواهر البيئية عادة فينتقل عن طريق الجهاز العصبي المفرز للهرمونات . وللخلايا العصبية المفرزة بالمجموعة الوسطية للمخ تأثيران ؛ تأثير أول مباشر على تخليق البروتين ويشمل تخليق المح البروتيني وتأثير ثاني غير مباشر عن طريق التأثير على الغدة الكرويه *Coropa allata* ، حيث أن وللهرمون المفرز من هذه الغدة له تأثير مباشر على البيض ، ولكن في *Schistocerca* يتحكم هرمون هذه الغدة في إمتصاص البويضة للبروتينات (هاينيم Highnam عام ١٩٦٤ ؛ تفلر Telfer عام ١٩٦٥ ؛ ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٤ ، دي وايلد Dewilde عام ١٩٦٤ - ب) .

٨ - ٥ إعادة امتصاص البويضات

Resorption of oocytes

في العديد من الحشرات التابعة لرتب مستقيمه وبصفية ، وثانيه وغشائية وعمديه الأجنحة يحدث تحلل للبويضات ويعاد امتصاصها بحجم الحشرة وتظهر هذه الظاهرة عادة في حالة جوع الحشرة أو تحت ظروف غير ملائمة لنموها (هوبكنز ، كنج Hopkins & King) عام ١٩٦٤ . وفي بق الفراش في حالة عدم حدوث تلقيح للأنثى يحدث إعادة إمتصاص للبويضات ، وفي الجرارد الصحراوي تقل نسبة إعادة امتصاص البويضات في حالة وجود الإناث مع ذكور ناضجة جنسيا .

وإيضاً في الجرارد تعتبر توفير البروتينات في الدم والهرمون الذي يسر دخول هذه البروتينات إلى البويضات من العوامل التي لها تأثير على إعادة إمتصاص البويضات (هاينيم ، لوسس ، هيل Highnam, Lusia Hill عام ١٩٦٣) .

كذلك في حشرة *Culicoides barbosa* (رتبة ثنائيه الأجنحة) يتناسب عدد البويضات التي تنمو في الدورة الثانية بعد وضع بيض الدورة الأولى طرديا مع كميته وجه الدم الغذائية التي تناولتها الحشرة ، وفي حالة تجويع الحشرة فإن ٧٥٪ من البويضات النامية تبدأ في التحلل . (لينلاي Linley عام ١٩٦٦) . وفي الحشرات الطفيلية من رتبة غشائية الأجنحة تحلل البويضات بحجم الأنثى في حالة غياب العائل المناسب ويتزامن ذلك مع دورة تكوين بويضات جديدة وبذلك يستطيع الطفيل وضع بيض عند لقاء العائل المناسب (فلاندرز Flanders عام ١٩٤٢) .

وتحدث إعادة امتصاص البويضات في أى مرحلة من مراحل تطور البويضات ولكن تتركز في البويضات القاعدية المحتوية على المح ، وهى عملية منظمه بحيث يتحول فيها النسيج الحويصلى إلى خلايا ملتصقه به - Vitello phages ، حيث تزداد الخلايا الحويصليه فى الحجم وتمتد على هيئة ثانيا داخل البويضة ويتلاشى الغشاء بينهما ويلتهم ويضمص المح قبل أن تتحلل البويضة ذاتيا . ما تبقى من المواد المحتصه يكوّن ما يشبه الجسم الأصفر . فى الجراد يتخذ هذا الجسم اللون الأصفر نتيجة تراكم الليدات به (لوسى, Lusis, عام ١٩٦٣) .

٨ - ٦ التبويض

Ovulation

التبويض عملية تصاحب نزول البويضة إلى قناة المبيض ويرتبط ذلك بخروجها من النسيج الحويصلى المحيط بها وإختراق سدة الغشاء الطلاقي بشمراخ الأنبويه المبيضية . فى جنس *Periplaneta* تساعد مرونة غشاء الغلالة الخاصة على دفع البويضة إلى قناة المبيض ، وقد تخزن البويضة به مؤقتا إلى أن يتم وضعها . فى بعض الأجناس يساعد وجود الياف عضلية بغشاء الأنبويه المبيضية فى حركة نزول البويضات . فى بعض الرتب كما فى مستقيمة الأجنحة تحدث عملية التبويض فى جميع الأنابيب المبيضية فى آن واحد ولكن فى بعض الرتب الأخرى كما فى الحشرات التى تلد احياء من رتبته ثنائيه الأجنحة يحدث بالأنابيب المبيضية التبويض بالتبادل أو فى تعاقب .

وفى رتبته حرشفيه الأجنحة تضع الأنثى عدد كبير جدا من البيض مع أن بها ثمانية أنابيب مبيضية فقط ، ولا يتم وضع البيض إلا بعد تجمع عدد كبير منه فى شمراخ الأنبويه المبيضة الذى يمتاز بطول فى هذه الحالة . كذلك فى بعض الحشرات المتطفله من رتبته غشائيه الأجنحة مثال *Apanteles* يخزن عدد كبير من البيض فى قنوات المبيض الجانبيتين لكى تتمكن الحشره من وضعه بسرعه فى حالة العثور على العائل المناسب (Flanders, 1942) وتؤدى مرونة الغلالة الخاصة إلى اتناءها عقب افراز البويضة مجبرا اتخاذ البويضة التالية مكان قاعدى الأنبويه المبيضية . عقب التبويض يستمر وجود بقايا الفلاف الحويصلى على هيئة سداده جديدة بشمراخ الأنبويه المبيضية ويظهر كسجج مضغوط شديد الثنايا ويعرف بالجسم الأصفر . ولو أن هذه الأجسام تتحلل تدريجيا إلا أنه قد يظهر ٢ أو ٣ منها بقاعده الأنبويه الواحده دالة على عدد مرات التبويض (Singh, 1958) . فى جنس *Melophagus* عند التبويض يطرد معظم بقايا الخلايا الحويصليه والمعدنيه خارج الأنبويه المبيضية عندما تنقبض وقت التبويض ويبقى فقط أثر صغير للنسيج الحويصلى وفى هذه الحالة يكون انقباض الأنبويه المبيضية بطيء ولا يكمل إلا عند اكتمال نمو البويضة التالية (Saunders, 1964) .

الفصل التاسع

سلوك التزاوج وانتقال المنى إلى الأنثى

MATING BEHAVIOUR AND THE TRANSFER OF SPERM TO THE FEMALE

يمكن تعريف سلوك التزاوج في الحشرات بأنه العمليات التي تشتمل على إلقاء الجنسين وقيلام الذكر بتلقيح الأنثى ، وتشتمل من الناحية الفيزيائية على عدة خطوات متتالية ولكن ليس من الضروري أن تكون منفصلة تماماً عن بعضها . وللتسهيل ستشرح كل خطوة على حده . لحدوث الجماع لابد من تقارب الجنسين ، ويساعد في ذلك ظهور رائحة وحدث صوت متخصص ، وكلاهما قد ينتقل لمسافات طويلة ، وتلعب الرؤية أيضاً دوراً هاماً ، وبصفة خاصة في الحشرات النهارية قد يكون لسلوك التطريد الذي يحدث في بعض أنواع الحشرات علاقة في تكتل مجاميع الحشرات لحدوث التزاوج .

وقد يكون الجذب المؤدى إلى تكتل مجاميع الحشرات متخصص للنوع الواحد ، ولكن في بعض الأحيان يتطلب مزيداً من التمييز بين الحشرات ، ويشمل التمييز إشارات مختلفة بالإضافة إلى عامل الرؤية وتنبهات كيميائية . كثيراً ما يؤدي تكتل الحشرات إلى جذب عدد كبير من الذكور حول أنثى واحدة مؤدياً إلى حدوث اعتداءات بين الذكور .

في بعض أجناس الحشرات تقبل الأنثى الذكر مباشرة ، ولكن في البعض الآخر تتطلب الأنثى بعض التأثيرات المنبهة قبل السماح للذكر بالإتصال بها . وقد تشمل هذه التأثيرات مغالطة وتودد من الذكر باستعمال مجموعة منبهات قد تكون في صورة تقديم غذاء إلى الأنثى ، وعقب ذلك يلتقي الجنسان في وضع مميز غالباً ما يرقد أحدهما فوق الآخر ثم يحدث الجماع بالتقاء الأعضاء التناسلية الخارجية والتي تكون في الذكر متخصصة للإمساك بالأنثى .

في الحشرات البدائية ، ينتقل المنى إلى الأنثى داخل ما يسمى بالمستودع المنوى الذي ينتجه الذكر ، ولكن في مجاميع الحشرات الأخرى ينتقل المنى مباشرة بواسطة القضيب .

أما المستودع المنوى فإما أن يوضع بجسم الأنثى ويتم نقله إلى كيس الجماع في الأنثى ومنه ينتقل إلى القابلة المنوية ويخزن بها لحين حدوث إخصاب البيض . وقد ينقل المنى أيضاً مباشرة إلى القابلة المنوية . ولكن كثير من الحشرات سلوك مميز بعد حدوث التزاوج .

الجماع Mating

٩ - التزاوج Aggregation

لإتمام حلوث عملية الجماع لابد من وجود كل من الذكر والأنثى في مكان واحد ، وتُشبع حيل شتى لجذب أحد الجنسين للأخر . فقد تفوح من الأنثى رائحة جاذبة للذكر وهذه الروائح تُسمى الفرمونات *Pheromones* التي تعملها التيارات الهوائية لمسافات طويلة ويكون لها مفعول جاذب حتى يتركز منخفض ؛ ففي الحشرات التابعة لرتبة حرشية الأجنحة تستطيع الأنثى الواحدة جذب عدد كبير من الذكور . الروائح الجنسية التي تفرز من الإناث معروفة أيضا في بعض انواع الصراصير والحشرات التابعة لرتب غمديه ، وغشائيه ومتساوية الأجنحة ، أما الروائح الجنسية الجذابة والمفرزة من ذكور الحشرات فهي أقل وجوداً وفي هذه الحالة تكون شديدة التخصص (جاكوبسون ، Jacobson عام ١٩٦٥) .

ومن عوامل الجذب الجنسي أيضا في كثير من الحشرات إصدار أصوات تنتقل لمسافات بعيدة ولها تأثير متساو في حالة حلوثها ليلا ونهارا . وهي من طرق الجذب الأساسية في *Gicadas* والحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة . وقد يكون لكل نوع منها لحن مميز . وقد تجذب الأصوات الصادرة كلا الجنسين ؛ ففي النطاطات يتحرك كلا الجنسين في اتجاه الصوت الحاد الصادر لنوع معين من هذه الحشرات وينطبق هذا ايضا على *Gicadas* . وفي شمال أمريكا لوحظ تجمع ثلاثة أجناس من *Magica* في مكان واحد ولكن يتكلم كل نوع وينعزل عن الآخر بواسطة إصدار ألحان متخصصة . وفي معظم الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة تعتبر الذكور فقط هي القادرة على إصدار صوت حاد ، ولكن في بعض النطاطات يطلن كلا الجنسين أصوات إستجابة لبعضها .

قد تستغل الرؤية لجذب جنس لآخر وخاصة في الحشرات النهارية . وعلى العكس من الفرمونات وإصدار الأصوات فإن الرؤية تكون غير متخصصة ، فمثلا ذكور فراشات *Hypolimnys* تطير تجاه أى شيء متحرك في حجم الأنثى المناسبة ، وفي *Eumenis* من رتبة حرشية الأجنحة تنجذب إلى أى هدف قائم اللون متذبذب . كذلك تحدث إستجابات غير متخصصة في العديد من حشرات ثنائية الأجنحة وغيرها من الحشرات . وأحيانا تستغل الرؤية لجذب الحشرات الليلية ويحدث هذا أساساً في الخنافس من فصائل *Lampyridae* ، *Elateridae* التي تظهر بالألوان المضيئة البراقة . وقد يكون كل من الجنسين أو الأنثى فقط مضيئة ، ويلاحظ أن الصفات الطبيعية للضوء مثل الطول الموجي والتردد الاضائي يكون مميزا للجنس .

أحيانا قد تؤدي ظروف بيئية معينة إلى تكتل وتجمع النوع الواحد من الحشرات وطبيعي أن لذلك دوره الأساسي في حلوث الجماع . وتنجذب بالرائحة ذكور *Andrena flavipes* من رتبة غشائية الأجنحة للمنطقة التي تعيش فيها إناث الحشرة ، وخارج تلك المنطقة أو حتى بالقرب منها لا يستطيع الذكر أن يتعرف على الأنثى (بتر ، Butler عام ١٩٥٦) ، بالمقارنة ذكر بعوض *Culicoides nubeculosus* ، (من رتبة ثنائية الأجنحة) ولو أنه لا يتغذى على دم الحيوانات إلا أنه ينجذب إلى العائل تماما مثل الأنثى ويحدث الزواج .

٩ - ١ - ١ تكوين أسراب

تكوين الأسراب عبارة عن سلوك تتجمع فيه الحشرات في منطقة محدودة وتعتبر رد فعل لصفة معينة بظروف البيئة . وليس من الضروري أن يكون لهذا السلوك علاقة بالتجمع من أجل التزاوج ولو أن هذا قد يتم طبيعياً في السرب ، وتكوين الأسراب معروف في رتبة ثنائية الأجنحة خاصة في تحت رتبة Nematocera وفي بعض الأجناس من فصيلة Tabanidae, Stratiomyidae . ولا يعتبر التجمع في أسراب دليل من دلائل السلوك الإجتماعي من جانب الحشرة ولكن يعود إلى استجابة عامة للنوع الواحد من الحشرات لعلامة مرئية . قد يتراوح عدد الحشرات بالسرب من فرد واحد إلى عدة مئات . وقد يكون العلاقة المرئية رقعة قائمة لرمل مبتل أو روث حيواني كما في *Culicoides nubeculosus* أو رقعة فاتحة اللون كما في *C. riethi* (داونس , Downes , عام ١٩٥٥) . كذلك قد تتكون أسراب فوق هدف مرتفع كتجمع الأسراب في الغابات أو أعلى الأشجار الطويلة . وليس من الضروري أن تكون العلامة المرئية أسفل الحشرة فقد تكون السطح السفلي لافرع الأشجار كما في جنس *Serromyia* . وتبسط الحشرات بالمكان المناسب بالعلامة المرئية عن طريق ضبط سرعة طيرانها ضد التيارات الهوائية لحفظ البقاء في مكان محدد . وأن قدرة الحشرة على الاحتفاظ بمكان ثابت في الهواء يرجع إلى قوة الحشرة على الطيران ، فمثلاً *Tabanus thoracinus* تستطيع أن تحتفظ بمكانها بسهولة ضد تيار هوائي بسرعة ٥ كيلو/ ساعة في حين إن سرعة هواء ٣ كيلو/ ساعه كاف لبعثرة سرب من بعض *Culicoides* .

ولا تحوم الحشرات في مكان ثابت حتى تحت الظروف الملائمة ولكنها تقوم « برقصة » من أعلى إلى أسفل أو حركات من جانب لآخر في حدود السرب . ويختلف ارتفاع الأسراب وغالباً ما يصل ما بين ٢ - ١٠ قدم فوق الهدف ، وفي المناطق الاستوائية تكثر صفة تكوين الأسراب في فترة الشفق قبل الغروب أو قبل إشراق الشمس . أما في المناطق المعتدلة فتتكون الأسراب خلال أي فترة من النهار . وقد تكثر الأسراب في فترات الشفق عند درجات الحرارة المنخفضة ولكن معظم أجناس الحشرات تتميز بتفضيلها لفترات معينة لتكوين أسراب ، فمثلاً في غابات أوعندا تتجمع أسراب البعوض عند غروب الشمس أكثر من تجمعها عند الفجر (هادو ، كوربيت & Haddow) (Corbet , عام ١٩٦١) ، وبعد غروب الشمس بحوالى ١٥ دقيقة تظهر أعداد كبيرة من *Mansonia fuscipennata* ، وبعد ذلك بخمس دقائق تظهر *M. aurita* . وبالرغم من ذلك يتوقف البعوض عن تكوين أسراب بعد ٤٠ دقيقة من غروب الشمس . ومن جهة أخرى يتجمع ذباب Tabanids أساساً في النهار ، فمثلاً تظهر *Tabanus thoracinus* بعد دقائق قليلة من بزوغ الفجر عندما يكون ميل الشمس ١٢° أسفل الأفق حيث يرى الحدود الخارجية للأشياء فقط . وتختفى هذه الحشرات بعد ٢٥ دقيقة من بداية وصول الإشارات الأولى للفجر (كوربيت ، هادو Corbet & Haddow عام ١٩٦٢) . وفي درجات الحرارة المعتدلة قد تختشد Tabanids في فترة متأخرة من الصباح في حين تتجمع حشرات *Culicoides* في فترة بعد الظهر . وعموماً فالأسراب المتجمعة في فترات بعد الظهر تستمر متجمعة على مدى ، في حين إن الأسراب التي تحدث في فترة الشفق لا تستمر أكثر من ١٥ دقيقة .

ويرجع توقيت تكون الأسراب في فترة الشفق إلى شدة الضوء ولكن ظهور أسراب البعوض تكون في فترات محدودة جداً لا ارتباط لها بشدة الضوء . قد يكون الانخفاض السريع عقب الغروب لحدة الضوء بمثابة عامل منه ،

ولا تستجيب الأجناس المختلفة للحشرات للضوء بدرجة واحدة . (نيلسن ، نيلسن , Nielson & Nielson عام ١٩٥٨) . ويتمثل نشاط تكوين الأسراب عند انخفاض الضوء عن حد معين وعلى العكس يتوقف تجمع الحشرات بعد شروق الشمس عندما تزداد الإضاءة إلى حد معين ، مع مراعاة أن درجة الحرارة المنخفضة قد تكون أيضا عاملا محمدا .

وليس من الضروري أن تكون أسراب الحشرات من رتبة ثنائية الأجنحة مقصورة على جنس أو نوع واحد من الحشرات ، فقد شاهد (هادو ، كوربيت Haddow & Corbet عام ١٩٦١) . أجناسا عديدة من البعوض بالإضافة إلى حشرات Tipulids وغيرها في سرب واحد . ومعظم أسراب ثنائية الأجنحة تضم ذكور فقط ولكن في العديد من أجناس Mansonia و Ceratopogon و Bezzia تتجمع الذكور مع الإناث في حين أنه في جنس Serromyia وأجناس قليلة من البعوض تكون إناث الحشرات أسراباً منفصلة هذا بالإضافة إلى أسراب الذكور .

وفي بعض الأجناس تطير الإناث داخلة في أسراب الذكور ، ويحدث الجماع بينهما ، ويحدث هذا مثلا في Culicoides nubeculosus و Mansonia fuscopennata و C. riethi ولكن يتم التزاوج في هذه الأجناس أيضا خارج الأسراب ، أى أن تكوين الأسراب هو العامل المحدد بدليل أنه في بعض الحالات لا يحدث التزاوج في اسراب . ولو أنه في Tabanus thoracicus تتجمع الإناث حول الأسراب التي تضم ذكور فقط مؤدية إلى حشد كبير لحشرات هذا الجنس (كوربيت ، هادو ، Corbet & Haddow عام ١٩٦٢) . وهناك اعتقاد بأن تكوين الأسراب يزيد من النشاط الجنسي للحشرة ولو أنه ليس من الضروري أن يقود ذلك إلى التزاوج .

في بعض الحشرات المائية من رتب Ephemeroptera, Plecoptera Trichoptera يتكون سرب من ذكور توجد أعلى سطح الماء وقد تتضمن الإناث لاتمام الجماع .

٩ - ٢ التعرف Recognition

من الضروري أن تعرف الحشرة على الفرد الآخر من نفس جنسها حتى لا يضيع مجهود البحث والجماع مع الحشرة من جنس آخر . أحيانا يكون إنجذاب الحشرات متخصصا ويكون هذا مؤكدا في حالة وجود الفرمونات الجنسية الأنثوية . فمثلا ذكور Saturnia (رتبة حرشفية الأجنحة) تحاول الجماع مع أى شيء ينبعث منه رائحة مركزة من مادة الأنثى الجاذبة دون الحاجة إلى منبه آخر . ولكن بما أن عوامل الجذب الجنسية ليست دائما متخصصة وعادة ما توجد عوامل أخرى للتعرف ، وقد تشترك في هذا الرؤية البصرية . فمثلا ذكور Hypolimnas تستطيع أن تعرف على الأنثى بواسطة لونها البني المميز ويزيد تمييزها بوجود حواف سوداء محددة . ذكور Drosophila يرجع التعرف الأولي على الأنثى بواسطة الرؤية ثم يوجد تمييز محدد يشمل النقر بواسطة زوج الأرجل الأمامية ، وفي غياب حالة المنبه (الذى غالبا ما يكون تنبيهاً كيميائياً) تقطع المغازلة (أو التودد) . في الحشرات الكاملة حديثة الإنطلاق D. melanogaster, D. similis تكون الأنثى هى المسئولة عن تمييز الذكر من جنسها ولكن بعد عدة أيام من انطلاق الحشرة يستطيع الذكر أن يعرف على الأنثى من جنسه (مانتج Manning عام ١٩٥٩) . وينجذب ذكور Andrena بواسطة الرائحة إلى عشوش الإناث ولكن التنبيه النهائي يكون عن طريق تمييز الأنثى بأرجلها التي تتخذ لونا برتقاليا . ويلعب الصوت دوراً أساسياً في تعرف أجناس

الحشرات على بعضها ، فمثلاً يستطيع تميز الإناث التي تطير في سرب الذكور عن طريق معرفة سرعة تردد ضربات أجنحتها .

ولو ان للحشرة القدرة على تميز فرد آخر من جنسها فقد يكون هذا الادراك ضعيفاً وقد يتقارب ذكر من ذكر آخر محاولاً الجماع به وهذه الظاهرة قد تنتشر خاصة عند انخفاض أعداد الإناث .

٩ - ٣ عدوانية الذكور Male aggression

في حالة قلة أعداد الإناث قد يؤدي التنافس بين الذكور إلى العدوان بينها . وهذه الظاهرة ليست منفصلة تماماً عن محاولة ذكر للجماع بذكر آخر . ويحدث كثيراً في بعض حشرات غشائية الأجنحة وفي النطاطات حيث يوجد لمن يميز ينشد في حالة تداخل ذكر آخر في فترة التودد لأحد الأفراد . فالذكور تشل ضد بعضها إلى أن ينسحب الدخيل .

وقد تتعارك ذكور صراصير الغيط عند مواجهة بعضها وحتى في حالة غياب الإناث وأثناء ، ذلك تهاجم بعضها بالضرب بواسطة قرون الاستشعار أو الرفس بواسطة الأرجل الخلفية وقد تزداد الحركة عنفاً في حالة تجمع مجموعة من ذكور صراصير الغيط في حيز ضيق فسرعان ما تتكون سلطة مرتبه تكون ثابتة لفترة من الوقت . وتوقف مكانة الفرد في هذا المجتمع الصغير على عمره وآخر مرة لتزواجه أو بقاءه في العزل وكذلك مدى سيطرته في معاركه الأخيرة (الكسنتر ، Alexander عام ١٩٦١) .

الأقليمية Territory : في إحدى التجارب وضع عدد من ذكور صراصير الغيط في مساحة محدودة فأدى ذلك إلى كثرة المراك بين الحشرات ثم وجد أن كل حشرة قد أحدثت نفقاً أو شقاً لعدة ليالى متتالية وأصبحت مسيطرة على هذا المكان وما حوله بحيث إنقسمت المنطقة إلى أقاليم عدة ، وبهذه الوسيلة تقل المواجهة بين الذكور وتنظم فترات إصدار الأصوات لجذب الإناث . وهذا السلوك للتقسيم الإقليمي يؤدي إلى انتشار الذكور على مساحة أكبر ويزيد من المجال الصوتي الذي يجذب الإناث . وأخيراً عندما تقترب الأنثى تستطيع أن تحدد مكان الذكر الداعي بسهولة أكثر عنه في حالة حصر الذكور كلها في حيز محدد (الكسنتر ، Alexander عام ١٩٦١) .

وتنتشر أيضاً ظاهرة تقسيم المنطقة إلى أقاليم خاضعة لذكر معين في *Sphecus* ، فمعظم ذكور هذا الجنس تخرج من المغارى قبل الإناث ، وكل ذكر يحتل إقليماً معيناً طارداً الأجناس الحشرية الأخرى من تلك المنطقة أو يتعارك مع ذكور من نفس نوعه ويصل في النهاية إلى حالة تأكيد سيطرة الذكور ككل على منطقة محددة قد يستمر فيها لمدة تزيد عن أسبوع ، وعند دخول أنثى غير ملقحة إلى المنطقة يتبعها الذكر ويحدث الجماع بينهما . ونتيجة لهذا السلوك ينتشر الذكور في أقصى مساحة مما يزيد من فرصة الإناث للعثور على رفيق وفي نفس الوقت يقلل من الإعتداءات بين الذكور (لين ، Lin عام ١٩٦٣) . وقد شوهد سلوك التقسيم المحلي في بعض أنواع العراشات حيث تطير الذكور فوق مساحة محددة من سطح الماء طاردة للدخلاء ويمسك الذكر بالتالي على إقليم خاص . وبعد فترة تتعرف الحشرات على حدود الذكور وبالتالي تقل المواجهة بينهم . وفي بعض الحالات تلجأ الحشرات إلى سلوك التنبيه بواسطة الإشارات بدلاً من التعارك . فمثلاً ذكر *Platthemis* يستعرض السطح العلوي لبطنه الظاهر

باللون الأبيض المزرق ، مؤديا إلى طوان الذكور الأخرى من تلك المنطقة ، وفي حشرة *Perithemis* يعتبر اللون الكهرماني للأجنحة هو العامل المثير . وقد يقلل تأثير هذا السلوك من إزعاج حشرات أخرى في فترة الجماع التي يليها وضع البيض ، وفي أجناس أخرى يزيد من الانتشار البيئي للجنس الحشري (كوربيت Corbet عام ١٩٦٢ ؛ كوربيت ، لونج فيلد ، مور Corbet, Longfield & Moore عام ١٩٦٠) .

٩ - ٤ - إثارة الإناث

Stimulation of the female

حينما يتعرف الذكر على الأنثى قد يعلوها محاولا الإتصال بها ، ويحدث هذا مثلاً في *Ammophila* (رتبة غشائية الأجنحة) و *Musca* (رتبة ثنائية الأجنحة) وفي حشرات رتبة الرعاشات . وفي حالات أخرى لا تستجيب الأنثى مباشرة للذكر وتكون متحفظة وتحتاج إلى أن يثيرها الذكر قبل السماح له بالجماع بها كذلك قد لا تستجيب لفترة ما بعد إتمام الجماع .

الإناث التي لا تستجيب للذكر ترفضه إما برفضه أو باستغلال بعض الطرق المثبطة . فمثلاً في *Drosophila* لا يستطيع الذكر الجماع بالأنثى إلا بعد فرد أجنحتها وأعضائها التناسلية الخارجية . ولتجنب الإتصال الجنسي تلجأ الأنثى إلى رفرقة أجنحتها ولوى بطنها جانباً . في حين أن الأنثى حديثة التلقيح تبسط حلقات بطنها الطرفية وهذه الحركات تمنع الذكر من الجماع بها وكذلك تثبط تودده لها .

العوامل التي تتحكم في تقبل الإلتقاء الجنسي غير محدده ولا تتوقف على نضج البيض بحجم الأنثى حيث أن أنثى الجراد تستقبل الذكر للتلقيح حتى قبل افراز المح بالبيضات القاعديه بها . وقد اوضح (روث و بارث Roth & Barth عام ١٩٦٤) أنه في *Byrsotria* (رتبة الصراصير وفرس النبي) تزيد أى وجهه غذائيه بسيطه من استجابة الأنثى حتى ولو كانت هذه الوجبة غير كافية لاتمام افراز المح . ويعتقد إن تناول الغذاء له تأثير منه على الجهاز العصبي المفرز للهرمونات الذي يتحكم في تقبل الجنسي ، وتوجد بعض الأدلة تشير إلى أنه في النطاط توجد عوامل تنقل من الغدد التناسلية بواسطة الدم تكون مسئولة عن الإستجابة الجنسية .

٩ - ٤ - ١ أهداف الغزل

الأغراض الفسيولوجية لغزل الذكر للأنثى غير واضحة تماماً ولكن توجد لها بعض التفسيرات ، فمثلاً في بعض الأجناس يلجأ الذكر إلى التودد للأنثى قبل الجماع بها لكي يتجنب مهاجمتها له . فذكر *empids* تقدم غذاءاً للأنثى أثناء الإلتقاء بها ، وفي أجناس أخرى يعتبر تقديم أى شيء للأنثى من طقوس الجماع حيث قد يقدم لها الذكر إما ورقة نباتية ملفوفة بشرنقة حريرية أو حتى شرنقة فارغة . أما ذكر *Panorpa* فيفرز قطرة من لعابه سرعان ما تجف وتبدأ الأنثى في التغذى عليها أثناء تلقيح الذكر لها .

وفي كثير من الحالات يعتبر تجنب الأنثى للذكر وسيلة تلجأ إليها لكسب مزيداً من الوقت للتعرف والتأكد منه (ريتشاردز Richards عام ١٩٢٧ ، باستوك ، ماننج Bastock & Manning عام ١٩٥٥) . ويعتقد بالنال أن التودد السابق للتلقيح أساسي لتمييز الحشرات لنفس جنسها وإلا قد يحدث تزاوج بين الأجناس المتقاربة .

في حشرات *C. biguttatus* و *Chorthippus brunneus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) يرتبط سلوك التودد الجنسي مميزاً للتفريق بين الأجناس ، ففى هذه الأجناس يتكرر محاولات الذكر لتلقيح الأنثى وتكون الإناث أكثر استجابة عند سماعها الأصوات المميزة لجنسها . وفي السلالات المتقاربة لجنس *Drosophila* قد يوجد بعض الاختلافات في سلوك الحشرات قبل الجماع . فمثلاً ذكور *D. simulans* تقل الحركة المروحية للأجنحة من مثيلتها فى *D. melanogaster* كذلك تعتمد *D. s. mulons* على التأثيرات البعدية للتعارف أكثر من *D. melanogaster* .

قد تسلك الحشرات طرق أخرى مختلفة ؛ فمثلاً يستجيب ذكر *Bryotria* إلى الفرمونات المنطلقة من الأنثى وعندئذ يطير بعيداً عنها قليلاً فاتحاً جناحيه وبهذه الوسيلة يعرض غدة خاصة توجد في المنطقة الظهرية للصدر الاوسط التي تثير الأنثى فتستجيب بأن تعلق ظهره وتبدأ في تناول إفرازات هذه الغدة ويستطيع الذكر أن يلقحها وهي بهذا الوضع .

ربما كان التودد السابق للتلقيح يساعد وصول الذكر إلى مرحلة الاستعداد للجماع ، كما في ذكور *Gomphocerus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) حتى أن الذكر ليفشل في جماعه بأنثى حتى ولو كانت مستجيبة له إذا لم يسبق الجماع فترة غزل ، ولكنه ينجح في تلقيح أخرى بعد فترة غزل قصيرة . (لوهر ، هوبر & Loher) (Huber, عام ١٩٦٦) .

٩ - ٤ - ٢ ميكانيكية الغزل

يرتبط التودد أو الغزل قبل حدوث التلقيح في الحشرات بوسائل ميكانيكية أو حسية عديدة . قد تشمل المستقبلات الكيميائية كما في جنس *Eumenis* حيث ينحنى الذكر تجاه الأنثى بحيث يلامس قرن استشعارها بغده رائحة الجناح *Alary scent gland* الموجودة لديه . وقد يلعب السمع دوراً كما في النشاطات حيث يقفز الذكر حول الأنثى مردداً أصوات مميزة وينتهي بأن يستقر على ظهرها . في وتعتبر المستقبلات الميكانيكية أساسية لتنبه إناث الدروسوغيل ميلانوجاستر ، حيث يتقرب الذكر منها باسطاً جناحيه ويذبذبهما في مستوى أفقى محدثاً تياراً هوائياً يسرق استشعار الأنثى . ووجد أن الأفراد ذات الأجنحة الصغيرة من هذا الجنس أقل نجاحاً في إثارة الإناث (إيونج , Ewing, عام ١٩٦٤) . وتلجأ كثير من الحشرات إلى العرض البصرى لإثارة الأنثى وكثيراً ما توجد علامات لتأكيد الحركة . فمثلاً حركات أجنحة ذكور *Sepsids* تكون أكثر وضوحاً نتيجة وجود حواف سوداء بطرف الجناح .

الغزل بالتغذية Courtship feeding : في بعض الحشرات قد يكون للتغذية تأثير على زيادة استجابة الإناث كما في *Bysotria* (ريتشاردز , Richard, عام ١٩٢٧) . وأيضاً في الصراصير تغذية الأنثى على إفرازات من الذكر بحث أو يجبر الأنثى على الركوب فوق ظهره لكي يتمكن من تلقيحها . في حشرات عديدة من رتبة ثنائية الأجنحة مثل *Rivellia* وبعض الحشرات التابعة لفصيلة *Sepsidae* يجتر الذكر قطرات سائلة ويقدمها للأنثى قبل الجماع بها .

وفي البق *Stilbeoris* التي تتغذى على بلور التين ، فيلتقط الذكر أحد البلور بواسطة أجزاء فمه ويقدمها إلى الأنثى ملامسا قرن استئصالها ، وباستخدام الزوج الأمامي لأرجله يذبذب الذكر البقرة التي يحملها على فترات متقطعة وفي نفس الوقت يحقن بالبنر قطرات من اللعاب (مما يجعلها أكثر جاذبية للأنثى) ، فتتقرب الأنثى من البقرة وتفحصها وقد تفرز أجزاء فمها فيها وعندئذ يتقرب منها الذكر ويمسك الجماع مع استمرار تغذية الأنثى على البقرة (كرابون Carayon عام ١٩٦٤) . والذكور التي لا تحمل بنور عادة لا تلجأ إلى معازلة الإناث .

التغذية قبل أو أثناء الجماع صفة منتشرة في الدبابير من تحت فصيلة Thynninae ، ففي بعض الأنواع تغذى الأنثى نفسها أثناء التلقيح وفي أنواع أخرى يوجه الذكر الأنثى الغير ملقحة إلى مكان به غذاء وفيه حيث يقوم بتغذيتها مباشرة من فمة أو بإجترار قطرات من الغذاء على بطنه أو على ورقة نباتية . وتتغذى الأنثى على هذه القطرات بواسطة أجزاء فمها المضغلة . وفي أجناس أخرى يجمع الذكر رحيقا أو ندوة عسلية وتحمل بواسطة شعيرات في تجويف خاص أسفل رأسه ، وبالتالي تتغذى عليها الأنثى دون أن تحمل إلى مناطق التغذية (جيفن Given عام ١٩٥٤) .

السلوك الغزلي المتتابع Sequence in courtship behaviour : لا يشمل الغزل فقط تنبيه واحدا من الذكر ولكن يشمل سلسلة متتالية من الأنشطة . وهذه قد يتحكم فيها الذكر ذاتيا أو عقب تنبيه لأدائها أو قد يحتاج إلى منبهات من الأنثى التي تستجيب إلى إشاراته .

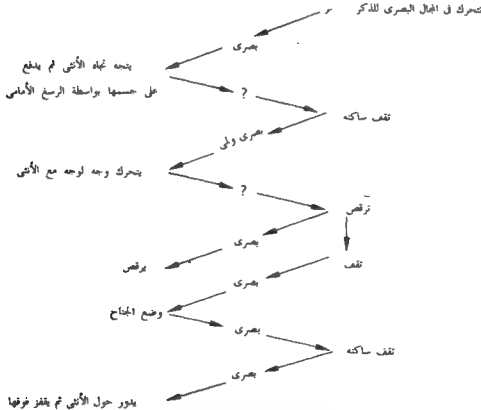
وفي *Drosophila Melanogaster* يدفع السلوك الذاتي الذكر إلى التقرب مباشرة من الأنثى حتى ولو كانت مخدرة بالإثير ، وفي هذا الجنس يقترب الذكر من الأنثى وينقرها بالزوج الأمامي للأرجل ثم يفتح أجنحته ويذبذبها في اتجاه الأنثى ويلود حولها ويكرر ذبذبة الجناح عدة مرات إلى أن يلعق أعضائها التناسلية الخارجية ويقفز فوقها عموماً لتلقيحها . وتعبير اختلاف الحركات عن ارتفاع تلمحي في الإثارة ، فذبذبة الأجنحة تمثل درجة إثارة أعلى من مواجهة الأنثى ويعتبر لعق أعضائها التناسلية الخارجية أعلى الدرجات (باستوك Bastock and Manning عام ١٩٥٥) .

في *Drosophila subobscura* تشمل حركات الغزل سلسلة استجابات للجنسين ، كل خطوة منها تنبه خطوة تالية في سلوك الجنس الآخر (شكل ٩ - ١) ويتقرب الذكر إلى الأنثى وينقرها بواسطة زوج الأرجل الأمامية وتؤثر التنبيهات اللمسية والبصرية التي تقدمها الأنثى للذكر مما يجعله يمسك أجزاء فمه ويتحرك في مواجهتها وينقرها على رأسها وعندئذ يقومان برقصة على هيئة خطوات من جنب لآخر وهما يواجهان بعضهما ، ثم يبدأ الذكر في فتح جناحيه وعند انتهاء الرقص يفرج جناحيه في وضع يعرف بالالتواء الزائد للجناح حيث يرتفع الجناح في زاوية قائمة على الجسم مع اتجاه حافته الموجهة إلى أسفل ، ويبحث هذا الوضع الأنثى على إيقاف الحركة ويلود الذكر حولها وأخيرا يقفز فوق ظهرها للجماع بها (براون R. G. Brown عام ١٩٦٥) . وحتى في هذه الحالة فإن سلوك الغزل غير ثابت وقد يحدف بعض الخطوات . وقد شوهدت حركات متعاقبة للسلوك في أنواع أخرى من الحشرات مثل صراصير الفيط (الكسندر Alexander عام ١٩٦١) . وفي *Mormoniella* (رتبة غشائية الأجنحة) (بلراس Borrass عام ١٩٦٠) .

٩ - ٥ الإزدواج Pairing

يقرب سلوك الغزل الذكر من الأنثى ثم يقفز أحدهما على ظهر الآخر ثم يحدث الجماع مباشرة بعد ذلك أو قد يبقى الزوجان هكذا لفترة قبل الجماع . وهناك أوضاع عديدة للزواج وتعتبر مميزة للنوع الواحد (شكل ٩ - ٢) . فالصراصير وبعض الحفارات والنطاطات تركب الأنثى فوق الذكر (شكل ٩ - ٢ جـ) وهذا الوضع هو الشائع في معظم حشرات الرتب الأولية (الكسندر , Alexander) عام ١٩٦٤) ومن الأوضاع العامة أيضاً أن يعلو الذكر ظهر الأنثى (شكل ٩ - ٢ أ) يشاهد ذلك مثلاً في ذباب من فصيلة *Tabanidae* ، وهذا الوضع أيضاً يعتبر من الأوضاع الأولية في الجراد من فصيلة *Acrididae* ولو أن الذكر يعلو ظهر الأنثى إلا أن نهاية بطنه تلتف أسفل بطن الأنثى ويسمى بالوضع العلوى الكاذب للذكر (شكل ٩ - ٢ ب) . وتلتف أيضاً نهاية بطن الذكر أسفل الأنثى في *Panorpa* الذى يتخذ وضعاً جنياً لجنب في بداية الجماع . وأحياناً قد تتقابل نهايات البطن على نفس المستوى الأفقى (شكل ٩ - ٢ هـ ، و) . وفي هذه الحالة قد تميل حلقات البطن الأخيرة بزوايا ١٨٠° ويحدث هذا مثلاً في رتبة الحشرات نصفية الأجنحة غير المتجانسة (شكل ٩ - ٦ - ب) وفي فصيلة *Tipulidae* . ووجد أنه في بعض حشرات فصيلة *Tettigoniidae* والقليل من حشرات رتبة ثنائية الأجنحة أن

رد فعل الذكر ثلثه رد فعل الأنثى

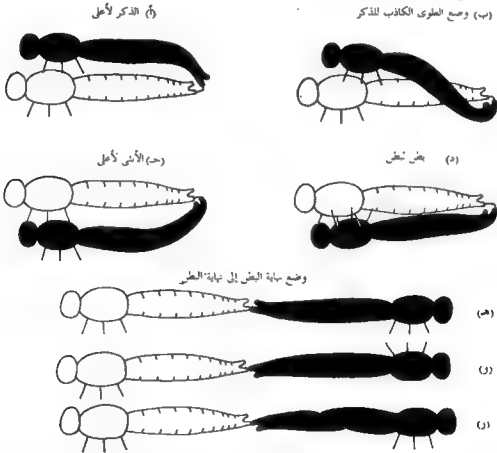


شكل (٩ - ١) : تمثيل للفاعل للمهادل بين ذكر وأنثى *Drosophila subobscura* أثناء فترة المغازلة .

(عن براون Brown سنة ١٩٦٥)

الوضع الذى تتقابل فيه نهايات البطن قد يتم والذكر مقلوب على ظهره فى حين أنه فى فصيلة Culicidae أن يتقابل السطحان البطنيان لكل من الذكر والأنثى (٩ - ٢ - ٥) .

وهناك اختلافات فى الأوضاع التى تتخذها الحشرات أثناء الجماع حتى فى حشرات الرتبة الواحدة . إذ أن جميع الأوضاع السابقة الذكر توجد فى الفصائل المختلفة من رتبة ثنائية الأجنحة كذلك فى رتبة مستقيمة الأجنحة حيث تتخذ حشراتا أوضاعا شتى ما عدا الوضع الذى يعلو فيه الذكر الأنثى وتقابل نهايات البطن على نفس المستوى الأفقى . أما فى حشرات رتبة نصفية الأجنحة فلا تتخذ الوضع الذى تكون فيه الأنثى أعلى مع اتجاه البطن تجاه البطن . وفى حشرات رتبة ذباب مايو تتخذ الأنثى دائما الوضع العلوى ، وفى فرس النوى يتخذ الذكر الوضع العلوى الكاذب (الكسنر ، أوت Alexander and Otte عام ١٩٦٧) . وبمجرد أن يحدث اشتباك للأعضاء التناسلية لكل من الذكر والأنثى قد يتغير وضعهما كما فى حشرات رتبتي مستقيمة وثنائية الأجنحة فكلتا ما يتغير الوضع إلى وضع الجسم مقابل نهاية البطن .



شكل (٩ - ٢) : أوضاع مختلفة تتخذها الذكور والإناث أثناء الجماع . الذكر ملون بالأسود والأنثى بالأبيض . (أ) الذكر فى الوضع العلوى (كما ل بعض ذباب رتبة ثنائية الأجنحة . (ب) الوضع العلوى الكاذب للذكر كما فى بعض حشرات فصيلة Acrididae (ج) الأنثى فى الوضع العلوى (كما ل بعض حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة) (د) وضع نهاية البطن مع عدم التواء بطن الذكر (كما فى بعض الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة) (و) وضع نهاية البطن إلى نهاية البطن مع انقلاب بطن الذكر (كما فى بعض حشرات فصيلة Tettigonoides (ز) وضع نهاية البطن إلى نهاية البطن مع التواء بطن الذكر (كما فى بعض الأجنحة غير المتجانسة) .

وأثناء الأزواج يقبض الذكر على الأنثى بأرجله ، فمثلا *Aedes aegypti* تتصل الحشرات بالسطح البطني مقابل السطح البطني للحشرة ويمسك الذكر زوج الأرجل الخلفية للأنثى في فراغ الجزء البعيد للعقلة الرسغية عن طريق شئ الرسغ ويقوم زوجا الأرجل الوسطية والخلفية للذكر بدفع الأنثى إلى أعلى إلى أن يتم إلتقاء الأعضاء التناسلية ، وأثناء ذلك قد تشبك الأرجل الوسطى للذكر بأجنحة الأنثى في حين تتحرر زوج أرجله الخلفية . وفي بعض ذكور حشرات رتبة غشائية الأجنحة مثل *Ammophila* يمسك الذكر الأنثى بواسطة الفكوك السفلية بالإضافة إلى الأرجل .

وفي بعض الحشرات قد تكون زوائد جسم الذكر متحورة لتسهيل القبض على الأنثى فمثلا تحمل زوج الأرجل الأمامية مصصات في خنفساء *Dytiscus* وغيرها من الخنافس ، وفي *Hoptomerus* (رتبة غشائية الأجنحة) توجد أشواك بالفخذ الأوسط التي تتوافق بين عروق أجنحة الأنثى . وفي *Osphya* (رتبة غمدية الأجنحة) يتحور المعبد الخلفي للقبض على البطن والأجنحة الغمدية للأنثى . وفي القليل من الحشرات كما في رتبة *Collembola* تتحور قرون الاستشعار للإمساك بالأنثى .

لذكور رتبة الرعاشات وضع استثنائي في طريقة الإمساك بالأنثى فيبدأ الذكر بالقبض على الأنثى ، من منطقة الصدر بواسطة زوج الأرجل الثاني والثالث ، أما الزوج الأمامي فيلمس العقلة القاعدية لقرن استشعارها . ثم يثنى الذكر بطنه إلى الأمام ويثبت زوج من المقابض بالحلقة البطنية العاشرة للأنثى ، وعند إتمام ذلك يطلق سراح أرجله وتظهر الحشرتان معا « مترادفتان » . وتتركب المقابض من زوجين أحدهما علوى والآخر سفلى وفي تحت رتبة *Anisoptera* يلتف الزوج العلوى للمقابض حول عنق الأنثى في حين أن الزوج السفلى يضغط على منطقة مقدم الرأس (شكل ٩ - ١٣) . في معظم رعاشات تحت رتبة *Zygoptera* تمسك المقابض بفص ظهري على منطقة الصدر الأمامي للأنثى . وفي بعض حشرات فصيلة *Coenagriidae* يبدو أنهما يلتصقان معا بواسطة إفراز لرج يفرز أثناء نقل المنى (كوربيت ، Corbet ، عام ١٩٦٢) .

نقل المنى SPERM TRANSFER

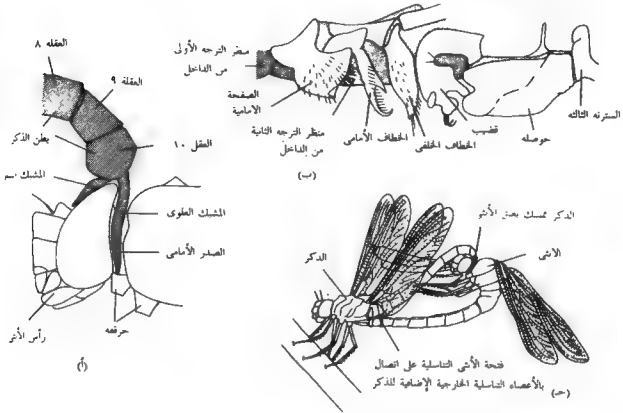
٩ - ٦ الأعضاء التناسلية الخارجية في الذكر

External reproductive organs of the male

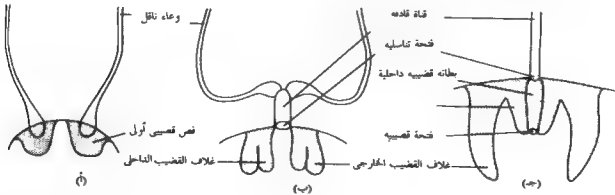
أعضاء التناسل الخارجية في الذكر تعرف في مجموعها بآله السفاد وتكون مرتبطة بالأنثى أثناء التزاوج لإدخال السائل المنوي فيها .

ويوجد تفاوت كبير في تركيب وتسميه أعضاء التناسل الخارجية في رتب الحشرات المختلفة (توكنسن ، Tuxen) عام ١٩٥٦ . ولكن من الممكن تحديد أجزاء أساسية متشابهة (سنودجراس ، Snodgrass عام ١٩٥٧) . تنشأ أعضاء التناسل الخارجية من زوج من الفصوص القضيبيّة الأولية Primary Phallic lobe بالجزء الخلفي للسطح البطني لإسترنه الحلقة التاسعة (شكل ٩ - ٣) ، وعموما فهي تمثل براعم الأطراف والأعضاء ، وبالتالي فأعضاء التناسل الخارجية تتشابه في المنشأ مع الأطراف ، ويعتقد (سنودجراس Snodgraes

عام ١٩٥٧) . أنها تمثل قضبان أثرية . تنقسم الفصوص القضيبيّة لتكوّن زوج داخلي أو الأجسام الوسطية mesomere زوج خارجي يعرف بغلاف القضيب الخارجي parameres ويُطلَق على الزوجين معا بالأجسام القضيبيّة phallomeres (شكل ٩ - ٤ - ب) .



شكل (٩ - ٣) : الجماع في رتبة الرعاشات : (أ) وضع المشابك الذكورية حول عنق الأنثى في جنس *Aeschna* عن تيلارد سنة ١٩١٧ Tillyard (ب) أعضاء تناسلية إضافية في ذكر من جنس *Onychogomphus* مع إزالة ترجمه الجانب الأيسر - (عن شاو سنة ١٩٥٣ Chao) (ج) ذكر وأنثى جنس *Aeschna* أثناء الجماع (عن لونجفيلد سنة ١٩٤٩ Longfield) .



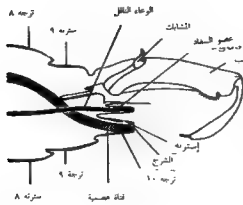
شكل (٩ - ٤) : شكل موضح منشأ وتغو أعضاء القضيب (عن سنودجراس سنة ١٩٥٧ Snodgrass) .

يتحد زوج الأجسام الوسطية ليكونا عضو السفاد الذى يمثل عضو الإيلاج ، ويسمى الجدار الداخلى لعضو السفاد باسم بطانه قضيبية داخلية *endophallus* وتعتبر مكملية للقناة القاذفة . وتسمى قننه القناة بطرف عضو السفاد بإسم الفتحة القضيبية *phallotreme* (شكل ٩ - ٤ ج) . أما الفتحة التناسلية الحقيقية *gonopore* فتوجد فى مكان التحام القناة القاذفة مع البطانة القضيبية الداخلية وبالتالى توجد داخليا . ولكن فى كثير من الحشرات تنقلب قناة البطانة القضيبية الداخلية بحيث تتخذ الفتحة التناسلية وضع طرقي أثناء التزاوج . يتطور الزوج الخارجى لغللاف القضيب إلى زوج من المقايض ويتخذ أشكال عديدة ، وقد يتركز مع عضوا السفاد بالارتكاز على قاعدة واحدة تُسمى قاعدة قضيبية *phallabase* . وفى كثير من الحشرات تشترك هذه التراكيب الأساسية مع أعضاء ثانوية تنشأ من إسترنات الحلقات الثامنة والتاسعة والعاشر . وقد أطلق (سنودجراس *Snodgrass* عام ١٩٥٧) . لفظ « الفالوس » *phallus* للتعبير عن زوج الزوائد التى تكوّن غلاف القضيب الخارجى وعضو السفاد ولكن كثيراً ما يطلّق هذا اللفظ على عضو السفاد فقط الذى يُسمى أَيْضاً بالقضيب *penis* . وسوف يستعرض بعضاً من التنوع فى تطور الفصوص القضيبية . ويعتبر (سنودجراس عامى *Snodgrass* ١٩٣٥ ، ١٩٥٧) . المرجع العام الذى يوضح تركيب الأعضاء التناسلية الخارجية . فى رتبة الذنب الشعرى تلتمح الفصوص القضيبية بدون إنقسام سابق لتكون القضيب . فى حين أنه فى رتبة ذباب مايو تظل منفصلة وتكون قضيبين . فى رتبة مستقيمة الأجنحة ورتبة الصراصير وفرس النى يوجد أيضاً محور عن النظام الأساسى حيث يلاحظ أن الأجسام القضيبية لا تنقسم لتكون عضو سفاد وغللاف القضيب الخارجى .

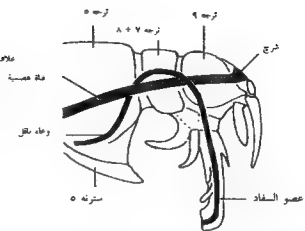
وفى كثير من ذكور حشرات رتبة ثنائية الأجنحة تلتف الحلقة البطنية الطرفية بحيث يتخلف وضع أعضاء التناسل . ففي فصيلة *Culicidae* وبعض الحشرات من فصائل *Tipulidae* ، *Psychodidae* ، *Mycetophilidae* وبعض حشرات تحت رتبة *Brechyocera* تلتف الحلقة البطنية الثامنة وما يليها بزوايا ١٨٠° بعد انطلاق الحشرة الكاملة مباشر بحيث يقع عضو السفاد أعلى فتحة الشرج بدلاً من أسفلها وتلتف الامعاء الخلفية فوق القناة التناسلية (شكل ٩ - ١٥) ، وهذا الالتفاف قد يكون فى اتجاه أو عكس اتجاه عقرب الساعة . فى جنس *Calliphora* وكذلك فى معظم *Schizophora* تلتف الحلقة الطرفية ٣٦٠° بحيث تتخذ أعضاء التناسل الخارجية وضعها الأساسى ، ولكن يستدل على حركة الالتفاف بالوضع الغير متماثل للصفائح السابقة وبأن القناة القاذفة تكون منقلبه حول القناة الهضمية (شكل ٩ - ٥ ب) ، وهذا الالتفاف يتم فى طور العذراء ، وتختلف درجات الالتواء لحلقات البطن المختلفة فى مجاميع الحشرات . فى حشرات فصيلة *Syrphidae* فالالتفاف الكامل ٣٦٠° يتم عن طريق حركة حلقتين ٩٠° ثم التفاف احدهما ١٨٠° ، لذلك يظهر عدم تماثل بوضوح فى الحلقات البطنية السفلية ، وايضا قد يحدث التفاف مؤقت فقط للحلقات الحاملة للأعضاء التناسلية وذلك أثناء عمليه الجماع كما فى بعض الحشرات التابعة لرتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسه .

ويظهر عدم تماثل جانبي لاعضاء التناسل فى رتبة الصراصير وفرس النى رتبة *Embioptera* وفى بعض الحشرات التابعة لرتبتي حرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسه .

وتختلف حشرات رتبة الرعاشات عن الحشرات الأخرى فى وجود أعضاء الإيلاج على الحلقات البطنية الثانية والثالثة ، أما الحلقة البطنية العاشرة فضحمل أعضاء تستعمل فى الإمساك بالأنثى ، والحلقة البطنية التاسعة تحمل



AEDES ♂ حس



MUSCID ب - جنس

شكل (٩ - ٥) : شكل يوضح إلتواء العنق البطنية الطرفية في ذكر من رتبة ثنائية الأجنحة . (أ) من جنس *Aedes* حيث تلف العنق البطنية التاسعة والعنق التي تليها ١٨٠° (ب) من جنس *muscid* حيث تلف العنق البطنية الطرفية بمقدار ٣٦٠° كما هو موضح بالتواء الوعاء الناقل فوق القناة المعصية (عن سيجي سنة ١٩١٥ Negu) .

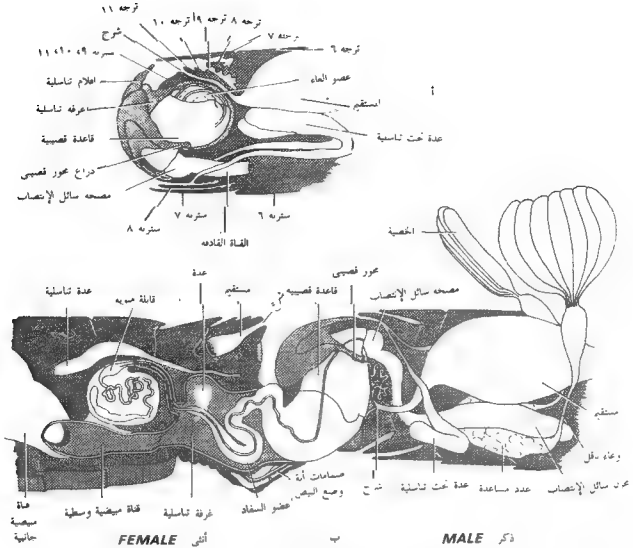
أعضاء تناسلية في صورة أثرية . وعلى الجبهة البطنية للحلقة الثانية يوجد انخفاض يمثل نقرة تناسلية *genital fossa* تفتح من الخلف في حوصلة تنشأ من الطرف الأمامي للحلقة البطنية الثالثة . وفي تحت رتبة *Anisoptera* تنصل الحوصلة بقضيب يتركب من ثلاث حلقات ، وكذلك توجد عده فصوص جانبية تقوم بتوجيه والإمساك بنهاية بطن الأنثى أثناء عملية التلقيح ويطلق على هذا التركيب بالأعضاء التناسلية المساعدة (شكل ٩ - ٣ ب) . ينتقل المنى إلى الحوصلة من طرف القناة التناسلية عن طريق ثني البطن إلى الأمام . وقد يحدث هذا قبل أن يقبض الذكر على الأنثى كما في جنس *Libellula* أو بعد أن يمسكها ولكن قبل الجماع كما في جنس *Aeschna* . وقد توقشت منشأ الأعضاء التناسلية المساعدة بواسطة (الباحث كوربيت Corbet عام ١٩٦٢) .

٩ - ٧ الجماع Copulation

الجماع هو التقاء الأعضاء التناسلية الذكرية والأنثوية لتكوين ارتباط وثيق بين الحشرتين . وثناء ذلك ينقل الذكر المنى من خلال عضو سفاده إلى داخل الأنثى ليتم تلقيح الأخيرة . الأنثى .

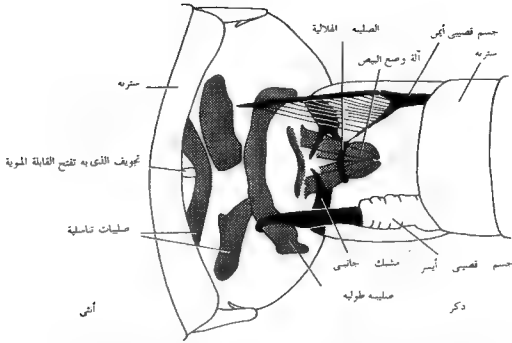
تختلف طريقة الجماع باختلاف انواع الحشرات وذلك تبعاً لتركيبة أعضاء التناسل وفيما يلي شرح لبعض الحالات :

في فصيلة *Acrididae* يلتف طرف نهاية بطن الذكر أسفل الأنثى وتقبض حواف القضيب *epiphallus* على جانبي الصفائح التناسلية للأنثى ويضغط عليها لأسفل بالتجويف الشرجي للذكر يمسك الذكر بطن الأنثى بواسطة القرون الشرجية ويولج القضيب بين الصفائح البطنية لآلة وضع البيض .



شكل (٩ - ٦) : رسم تخطيطي لكيسولة ناسية في ذكر من جنس *Oncopeltus* مع سحب آلة السفاد (ب) رسم تخطيطي لى الأطراف الخلفية لى ذكر واتى *oncopeltus* أثناء الجماع لاحظ : انقلاب الكيسولة الناسية الذكرية وولوج عضو السفاد فى القاذبة المويه (ن بوناج وويلك عام ١٩٥٣ Bonhag and Wick).

ويصعد ذكر *Oncopeltus* فوق الأنثى وبواسطة حركات عضلية تلف الكيسولة الناسية ١٨٠° ويمسك غلاف القضيب بمصفايح آله وضع البيض . بعد دخول القضيب لتلف الحشرتان لتتخذ وضع نهاية البطن فى نهاية البطن ، ويرتبطان معا أساسا بواسطة القضيب (شكل ٩ - ٦) ، نفس هذا الوضع يتخذ بواسطة *Blatella* (رتبة الصراصير وفرس النبي) ولكن تبدأ بصعود الأنثى فوق ظهر الذكر الذى بالتالى يعلق خطاف الجسم القضيبى الأيسر على صلبة توحيد أمام آله وضع البيض . وعند ألتفاف الحشرتين لأخذ وضع نهاية البطن فى اتجاه نهاية البطن يقبض الذكر على آله وضع البيض للأنثى بواسطة زوج من الخطاطيف التى تقع على جانبى فتحه الشرج وكذلك بصليبه صغيرة هلالية الشكل (شكل ٩ - ٧) .



(شكل ٩ - ٧) منظر بطى للعلل البنية الطرفية في ذكر وأنثى *Blattella* مينا أمساله الذكر للأنثى بواسطة أعضائه التناسلية الخارجية . تمل الحشرات وضع نهاية البطن لنهاية البطن ويلاحظ إزالة الصفيحة تحت التناسلية والبطانة القصية الداخلية في الذكر .
في الرسم تم تقليل صليات جسم الأنثى وعمل صليات جسم الذكر اللون الأسود . (عن خليفة سنة ١٩٥٠) .

وفي حشرات رتبة الرعاشات يتطلب لاتمام الجماع ثنى بطن الذكر بحيث تلامس أعضائه التناسلية رأس الأنثى ، ثم تحرك الأنثى بطنها إلى الأمام لكي تلامس الأعضاء التناسلية المساعدة للذكر . وفي بعض الأجناس مثل *Crocothemis* تتم عملية الجماع ونقل المنى أثناء الطيران ولا تستغرق هذه العملية أكثر من ٢٠ ثانية ، وفي أجناس أخرى تستغرق عملية الجماع ونقل المنى بضعة دقائق أو قد تستمر إلى ساعة أو أكثر (كوربيت Corbett ، عام ١٩٦٢) .

وتختلف الفترة التي تستغرقها مرحلة الجماع باختلاف الحشرات ؛ ففي أنواع عديدة من البعوض قد تستمر إلى خمس ساعات ومن ٨ - ١٠ ساعات في جنس *Locusta* وإلى ٦٠ ساعة في جنس *Anacridium* (رتبة مستقيمة الأجنحة) . ويستغرق نقل المنى فترة أقل بكثير ؛ فمثلا في *Locusta* يصل المنى إلى القابلة المنوية في حدود ساعتين من بدء الجماع أما في *Hataerina* (رتبة الرعاشات) يُنقل المنى في حدود ٧٥ ثانية وتستغرق فترة الجماع ٣ دقائق .

٩ - ٨ نقل المنى Insemination

في الحشرات تعتبر عملية نقل الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى عملية منفصلة تماما عن عملية إخصاب البيض ، حتى أنه أحيانا لا يتم الإخصاب إلا بعد عدة شهور من حدوث التلقيح . خلال تلك الفترة تخزن

الحيوانات المنوية في القابلة المنوية بالأثنى وقد يتم نقل الحيوانات المنوية بداخل المستودع المنوى الذى ينتجه الذكر أو تنقل مباشرة إلى القابلة المنوية .

٩ - ٨ - ١ المستودع المنوى

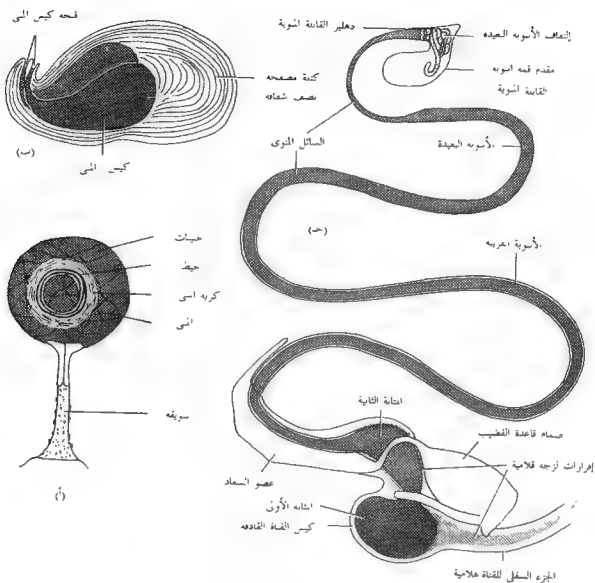
في الحشرات تكون الطريقة البدائية لنقل المنى بإنتاج الذكر لمستودع منوى ، وهو عبارة من كيس يغلف الحيوانات المنوية . المستودعات المنوية تنتجها ذكور رتب الحشرات التالية : الحشرات عديدة الأجنحة ، رتبة مستقيمة الأجنحة ، رتبة الصراصير وفرس النوى ، بعض حشرات رتبة نصفية الأجنحة ، رتبة شبكية الأجنحة بعض حشرات رتبة Trichoptera ، رتبة حرشفية الأجنحة ، بعض حشرات غشائية الأجنحة وغمدية الأجنحة والقليل من حشرات ثنائية الأجنحة من تحت رتبة Nematocera (دافى Davey عام ١٩٦٥ - أ ؛ دافيز Davies عام ١٩٦٥ ؛ نلسن Nielson عام ١٩٥٩) .

تركيب المستودع المنوى وطريقة انتقاله : في رتبة الكوليبولا يلقى الذكر المستودع المنوى على الأرض مستقلا عن الأثنى ، أحيانا تلقى المستودعات المنوية في مكان تجمع حشرات الكوليبولا بحيث تزيد فرصة إلقائه بواسطة إحدى الإناث والتي بالتالى تقوم بإدخاله في فتحتها التناسلية . وفي حالات أخرى يمسك الذكر الأثنى من قرن استشعارها ويوجهها إلى مكان المستودع المنوى .

وفي *Compodea* يتم إنتاج المستودعات المنوية في غياب الأثنى . وكما في حالة الكوليبولا يتركب هذا المستودع من كره مقياس قطرها ٥٠ - ٧٠ ميكرون تركز على سويقه طولها ٥٠ - ١٠٠ ميكرون (شكل ٩ - ٨ - أ) . وجدار الكره رقيق ويوجد بداخله سائل حبيبي تسبح فيه من واحد إلى أربع حزم منوية . وتستطيع الحيوانات المنوية أن تبقى حيه لمدة يومين بداخل المستودع المنوى . ويستطيع الذكر أن يكون ٢٠٠ مستودعا اسبوعيا ، والكثير منها يلتهم إما بواسطة غيره أو بواسطة غيره من الحشرات (باريت Bareth عام ١٩٦٤) .

وتلقى ذكور حشرات السمك الفضى من جنس *Lepisma* المستودعات المنوية على الأرض ولكن في وجود الأثنى . وبواسطة حركات بطن الذكر على الجانبين يفرز خيوطا حريرية حول الأثنى مقيدا بها حركتها وتوجهه لإلتقاط المستودع الذى بالتالى تضعه في فتحتها التناسلية . في جنس *Machilis* يرسل الذكر قطرات المنى على خيط ثم يلوى جسمه حول الأثنى وبواسطة قرنى الاستشعار والقرون الشرجية يوجه الفتحة التناسلية للأثنى إلى المكان الذى تستطيع فيه أن تلتقط قطرات المنى .

في مجموعة الحشرات المنجحة . Pterygota (الحشرات المنجحة) ، يتم نقل المستودع المنوى بواسطة الذكر مباشرة إلى داخل جسم الأثنى ، وأساسا يتركب المستودع من كبسولة جيلاتينية تتكون من إفرازات الغدد التناسلية المساعدة الذكورية . قد يظهر بالكبسولة طبقتان أو أكثر تغلف كيس أو كيسين يحتويان على المنى . وفي الحشرات التابعة لفصيلة Gryllidae ورتبة Trichoptera يوجد كيس منوى واحد ، أما في Tettigonidae و *Sialis* فيوجد كيسان منويان داخل الكبسولة الواحدة . الكتلة الجيلاتينية الخارجة تمتد في صوره عنق والأكياس المنوية قد تفتح بها (شكل ٩ - ٨ - ب) أو قد تغلف كلياً بداخل الكبسولة . والتركيب الكلى لا يزيد طوله عن ٢ مم .



شكل (٩ - ٨) : المستودع المنوي في جنس *Campodea* (عن بارث *Bietella*) (عن خليفة سنة ١٩٥٠ ب) . (جم) جنس *Locusta* ع جريجوري سنة ١٩٩٥ Gregory .

في حشرات Tettigoniids, Gryllids, Phasmids عنق المستودع المنوي فقط يخترق القنوات التناسلية للأنثى أما جسم المستودع فيبقى معلقاً خارج الجسم وقد يلتهم بواسطة الأنثى أو بمحشرات أخرى . في رتبة الصراصير وفرس النبق يتنمى جسم المستودع المعلق خارج الجسم بواسطة كبر حجم الصفائح تحت تناسلية للأنثى . يتحول المستودع المنوي في حشرات فصيلة Acrididae إلى تركيب أنبوي ولكن أصلاً هو عبارة عن امتداد مؤقت لعضو الإيلاج (شكل ٩ - ٨ ح) ويتركب من مئنتين قاعدتين في القناة القاذفة وأكياس المنى للذكر

مؤديا إلى انبوية التي تتميز إلى جزء قريب وآخر بعيد وتمتد في الجزء المتفتح للقابله المنوية . في *Locusta* يصل طول التركيب الكلى ٣٥ - ٤٥ مم في حين أن قطر الأنبوية ٠.٣ مم فقط .

معظم الحشرات الأخرى يحدث بها إخصاب داخلي حيث يتم نقل المستودع المنوي مباشرة إلى الجراب التناسلي بالأنثى كما في رتبتي *Lepidoptera* و *Trichoptera* . ويقترح أنه في مثل هذه الحالات يقوم المستودع بوظيفة سداده مانعه لفقد المنى من الأنثى أثناء الانتقال من الجراب التناسلي إلى القابله المنويه (دافي ، Davey ، عام ١٩٦٥) .

وقد يكون المستودع المنوي مبسط التركيب كما في بقعة *Rhodnius* حيث يتركب من كتلة كثيرة الشكل من مادة مخاطيه بروتينية وبها شئ قمى ، وتحفظ الحيوانات المنوية في صورة حرة حيث لا يوجد بها كيس منى .

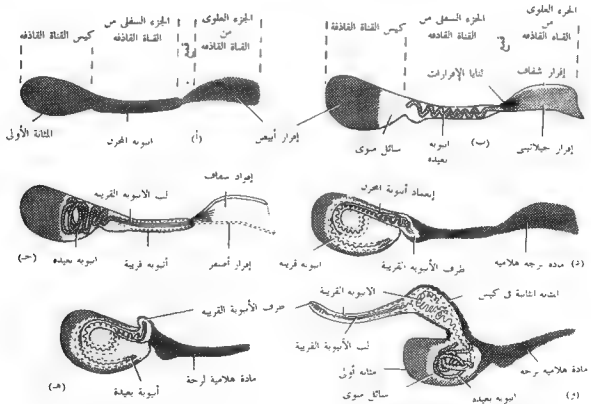
في بعض الحشرات تتكون سدادة تلقيحية mating plug وهي عبارة عن تركيب مختلف عن المستودع المنوي (هنتون ، Hinton) عام ١٩٦٤ - أ) . ففي البعوض التابع لأجناس *Psorophora* ، *Aedes* ، *Anopheles* ، تنتج الغدد التناسلية المساعدة للذكر سدادة تستقر في العروة التناسلية للأنثى . وفي *Psorophora* تلون هذه السدادة خلال ٢٤ ساعة من التلقيح . وتتكون تراكيب مشابهة في بعض حشرات حرشفيه الأجنحة كما في *Amaurius* و *Acraea* وتسمى بالخواجز المنوية *Spermatophragma* أو *Sphragis* ووجودها يمنع الأنثى من الجماع ثانيا . في نحل العسل تسد الفتحة التناسلية للأنثى بواسطة سداده من مادة مخاطيه وايضا ببعض أجزاء من الأعضاء التناسلية للذكر التي تنفصل منه عند الجماع .

إنتاج المستودعات المنويه : في ذكور النطاطات وصراصير الفيط يتم تكوين المستودع المنوي قبل اقتراب الذكر من الأنثى بل أنه في هذه الحشرات لا يبدأ الذكر في إعراء الأنثى إلا إذا كان حاملا لمستودع منوي . وفي حشرات أخرى يتم تكوين المستودع المنوي أثناء عمليه التزاوج من إفرازات الغدد التناسلية الذكرية المساعدة . في *Rhodnius* تتحول هذه الإفرازات إلى صورة الجيلاتينية نتيجة تغير حاد في تركيز الأس الاليمروجيني (pH) من ٧ بالغدد التناسلية إلى ٥هـ أثناء تشكيلة . ويتم تشكيل كيس المستودع بواسطة البطانة القضيبية الداخلية بالإشتراك مع جزء من عضو السفاد .

في صراصير *Blatella* يتم تكوين المستودع التناسلي في جيب بالقناة القاذفة وذلك من مجموع ثلاثة إفرازات آتية من غدد مختلفة . يبدأ بإفراز لبنى يحيط من الخارج بطبقتين آخريتين ثم تقوم الحويصليتان المنويتان بإفراز المنى بالطبقة الوسطى وبالتالي يتكون كيسي منى منفصلان عن بعضهما (خليفة ، Khalifa ، عام ١٩٥٠ - ب) .

في رتبتي *Lepidoptera* و *Trichoptera* يتم تكوين المستودع بداخل جسم الأنثى ، فمثلا في *Galleria* (رتبة حرشفيه الأجنحة) يمتد عضو السفاد بداخل قناة الجراب التناسلي وبالتالي تفرز الإفرازات الآتية من الذكر مباشرة في الجراب التناسلي بالأنثى . وتتصلب هذه الإفرازات يليها إفراز أبيض اللون يكون كتلة بداخل الجراب وفي عرق القابله المنويه ، وهذا الجزء يتشكل بواسطة القضيب ، ويتم حقن السائل المنوي في الفراغ الموجود بمنتصف الكتلة ثم يسحب القضيب (خليفة ، Khalifa ، عام ١٩٥٠ - أ) .

في *Locusta* يتم تكوين المستودع المنوي أساساً بالذكر ولو أنه قد يتم تشكيل الجزء الأنثوي منه بالقنوات التناسلية بالأنثى . يبدأ إنتاج المستودع بعد دقيقتين من بدء التزاوج وذلك عن طريق انتقال بعض الإفرازات من الغدد التناسلية المساعدة الذكرية إلى القناة القاذفة . وتتجمع هذه الإفرازات وتدفع بالقناة القاذفة ومنها إلى القمع ، وأثناء ذلك تتشكل هذه الإفرازات في شكل إسطوانة . يلي ذلك إفراز مادة شبه سائلة بيضاء اللون في لب الإسطوانة وتحول أثناء ذلك إلى الشكل الأنثوي . ثم يتنفخ هذا الجزء في كيس القناة القاذفة مكوناً مثانة أولى (شكل ٩ - ٩ - ١) ، في حين أن الجزء المتبقي بالقناة القاذفة الذي يعرف حينئذ بمخزن الأنثوية يتحول إلى مثانة ثانية . في هذه المرحلة يمر السائل المنوي إلى المستودع المنوي المتكون ثم تفرز مادة منفصلة على هيئة إسطوانة وتدفع بداخل المثانة وربما تأخذ شكلاً ملتفاً (شكل ٩ - ٩ - ب) ، ومن هذا الجزء ستتكون الأنثوية البعيدة ثم مجموعة إفرازات تالية تكون الأنثوية القريبة (شكل ٩ - ٩ - ج) . ويدخل الجزء الأخير من الأنثوية القريبة داخل المثانة يسحب معها جدار مخزن الأنثوية بحيث يصبح منفصلاً ، وأخيراً تدفع الأنثوية ككل فيما عدا طرفها بداخل المثانة نتيجة إفرازات مواد لزجة هلامية (شكل ٩ - ٩ - د) .



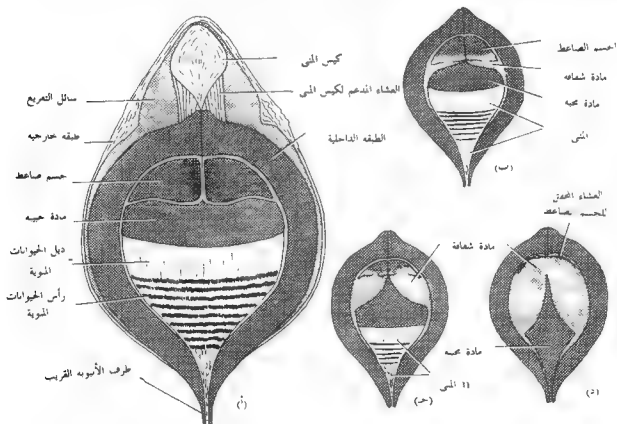
شكل (٩ - ٩) : مداخل تكوين للمستودع المنوي في جنس *Locusta* مناطق القنوات الذكرية التي تشترك في هذه العملية موضحة أعلى الرسم (انظر شكل ٩ - ٨) . عن جريجوري عام ١٩٦٥ .

وفي هذا الوقت يبدأ كيس القناة القاذفة في الانقباض وبالتالي يضغظ على أبوية المستودع المنوي للخروج من المثانة ، في حين يدفع ضغط المادة الزرجة الهلامية بالقناة القاذفة طرف المستودع المنوي للخلف من خلال الفتحة التناسلية التي تكون مفتوحة حيثئذ ، ومنها إلى عضو السفاد بداخل القابله المنوية للأنثى (شكل ٩ - ٩ هـ ، و) . تتعلق هذه العملية بانقلاب الأنبوية وأخيرا يتم إنقلاب المثانة الثانية التي تشكل في صورة كيس منى .

نقل المنى إلى القابله المنوية : بعد نقل المستودع المنوي إلى الأنثى تهاجر الحيوانات المنوية مباشرة إلى القابله المنوية وتخزن بها . وأحيانا قد يتسرب بعض منها من ثقب بكيس المنى ، ولكن في حالات أخرى حيث يطوق المستودع المنوي كليا على أكياس المنى يتم خروج الحيوانات المنوية نتيجة تمزيق أو انفجار المستودع المنوي .

في رتبة حرشفية الأجنحة وفي جنس *Sialis* يطن الجدار الداخلي للجراب التناسلي أشواك وصفيحة مسننة تسمى بالعالم المسنن *Signum dentatum* وتتصل هذه بألياف عضلية . ويحدث تمزيق تدريجي للمستودع المنوي نتيجة حركه الأسنان والأشواك مؤديا إلى حدوث فتحات به .

وفي *Rhodnius* يبدأ وصول الحيوانات المنوية إلى القابله المنوية في حدود ١٠ دقائق من انتهاء الجماع ، أما في *Acheta* فيستغرق هذا حوالي ساعة ، وفي *Zygaena* (رتبة حرشفيه الأجنحة) تصل بعد ١٢ - ١٨ ساعة .



شكل (٩ - ١٠) : (أ) قطاع أفقي في أمبوله المستودع المنوي في جنس *Acheta* ، (ب ، ج ، د) مراحل تعريخ المستودع المنوي . مع ملاحظة عدم إظهار الطبقة الخارجية وسائل التفريخ . (عن خليفة سنة ١٩٤٩) .

ولو أن هناك بعض الأدلة التي تشير إلى أن حركة الحيوانات المنوية إلى القابلة المنوية تكون موجبة التوجيه وذلك بواسطة تنبيه كيميائى أو نتيجة تدفق سائل من القابلة المنوية ، إلا أن معظم الأدلة تشير إلى أن حركة الحيوانات المنوية سالبة التوجيه . في *Acheta* تحجز الحيوانات المنوية بجسم المستودع المنوى الذى يبقى خارج الأنثى ويتخصص المستودع في دفع الحيوانات المنوية إلى القنوات التناسلية للأنثى ، ويوجد مخزن خارجى به سائل ذو ضغط اسموزى منخفض ، ويسمى بالسائل المفرغ ، يليه طبقة خارجية تسمى بالجسم الضاغط ، مكونة من مادة بروتينية تمتاز بأنها شبه نفاذة وذات ضغط اسموزى عالى (شكل ٩ - ١٠ أ) . عند إيداع المستودع ينتقل السائل المفرغ إلى جسم الضاغط نتيجة اختلاف تركيز الضغط الاسموزى مؤديا إلى انتقال الجسم الضاغط وخروج مائه شفافة منه تدفع الحيوانات المنوية من الأمبولة إلى المستودع المنوى ومنها إلى القابلة المنوية (شكل ٩ - ١٠ ب ، د) وأيضاً في *Locusta* تحفظ الحيوانات المنوية بالثانة الأولى للمستودع المنوى وذلك خارج جسم الأنثى ومنها يتم ضخ المنى عن طريق انقباضات كيس القناة القاذفة ويبدأ وصول المنى إلى القابلة المنوية في حوالى ٩٠ دقيقة من بداية الجماع .

في حشرات عديدة يتم إيداع المستودع المنوى في الجراب التناسلى للأنثى ويتم انتقال الحيوانات المنوية إلى القابلة المنوية عن طريق إنقباضات القنوات التناسلية للأنثى . وفي *Rhodnius* يحقن سائل معقم من الغدد التناسلية المساعدة الذكريه مع المستودع المنوى في الجراب التناسلى للأنثى ويحث هذا السائل على حدوث انقباضات منتظمة بقناة المبيض ويتم ذلك غالباً عن طريق إتصالات عصبية من الجراب التناسلى إلى عضلات قناة المبيض . وهذه الانقباضات تؤدي إلى تقصير قناة المبيض ويعتقد أنها تسبب حدوث حركات تأكلية عند منشأ اتصال قناة المبيض بالجراب أو بداخل الجراب بحيث يجذب الحيوانات المنوية إلى قناة المبيض ، وتستمر هذه العملية إلى أن تنتقل الحيوانات المنوية إلى قناة المبيض في طريقها إلى القابلة المنوية عند التزاوج (دافى ، ١٩٦٥) .

مصدر المستودع المنوى : في بعض الإناث يطرد المستودع بعد فترة من الجماع ، فمثلاً في حشرات *Blatella* و *Rhodnius* يتم قذف المستودع بعد مرور ١٨ و ١٢ ساعة على التوالى من التزاوج . أما إناث *Sialis* فتمسح المستودع للخارج وتتغذى عليه ويحدث هذا أيضاً في رتبة الصراصير وفرس النوى .
وفي هذه الحالة يوجد سلوك بعد الجماع يهدف إلى انشغال الإناث لفترة ما لضمان انتقال المنى من المستودع قبل أن تبدأ الأنثى في التغذية عليه .

وفي حشرات أخرى ينوب المستودع المنوى بواسطة انزيمات هاضمه للبروتين كما في رتبة *Lepidoptera* و *Trichoptera* بحيث يبقى فقط كيس المنى وذلك بعد ٢ - ٣ أيام من الجماع . وفي جنس *Galleria* يتم هضم المستودع فيما عدا منطقة العنق في مدة ١٠ أيام . وفي جنس *Locusta* ينكسر المستودع المنوى عندما يتفصل الجنسان عقب انتهاء الجماع ويتم الكسر في مكان الأنبوبة المثبتة بقناة القابلة المنوية أو في مكان منشأ الأنبوبة من المثانة في الذكر . والجزء المتبقى بالذكر يطرد بعد حوالى ساعتين بواسطة انقباضات عضو التلقيح . أما في الأنثى فتختفى الأنبوبة البعيدة بعد حوالى يوم واحد ويحدث ذلك غالباً نتيجة تحللها ، أما الأنبوبة القريبة فتتحلل ببطء وبالتالى تبقى لعدة أيام إلى أن تقذف غالباً نتيجة انقباضات بقناة القابلة المنوية .

٩ - ٨ - ٢ نقل المباشر للمنى

في العديد من الحشرات يستغنى عن تكوين المستودع المنوي وينقل المنى مباشرة إلى قنوات الأنثى ، وأحيانا إلى القابلة المنوية وذلك بواسطة القضيب الذى قد يكون طويلا أو سوطى الشكل .

ويحدث النقل المباشر للمنى في بعض الحشرات التابعة للرتب الآتية : *Heteroptera, Mecoptera, Trichoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera*.

في البعوض من جنس *Aedes* يتم النقل المباشر للمنى أثناء الجماع حيث تقوم الصفحة الشرجية الخارجية بتوسيع الفتحة التناسلية للأنثى ، ويخترق القضيب بداية الفتحة التناسلية للأنثى فقط حيث يتعذر عليه الدخول أعمت من ذلك لوجود أشواك ترتبط مع صمام القابلة المنوية ، ويمر تيار من سائل مفرز من الغدد التناسلية المساعدة الذكرية بطول القناة القاذفة ومنه إلى الأنثى ، ويقذف المنى في هذا التيار نتيجة انقباضات بالحويصلات المنوية وبالتالي يتم إيداع كتله من المنى بداخل الفتحة التناسلية للأنثى ، ومن هذا المكان ينتقل المنى إلى القابلة المنوية (سيلمان Spielman عام ١٩٦٤) .

ولدى ذكور جنس *Oncopeltus* قضيب طويل يصل إلى القابلة المنوية وينقل إليها المنى مباشرة (شكل ٩ - ٦ ب) . ولإنتصاب القضيب في هذه الحشرة ميكانيكية مميزة تتعلق بارسال سائل الانتصاب إلى عضو السفاد مخزن بالقناة القاذفة ويتم دفع السائل نتيجة ضغط عضلات الجسم على المخزن ويستمر هذا الضغط طوال فترة الجماع . ومن طرف القناة القاذفة يدفع السائل بداخل الحوصلة ويدفع بعضو السفاد (بوناج ، وبك Bonhag and Wick عام ١٩٥٣) .

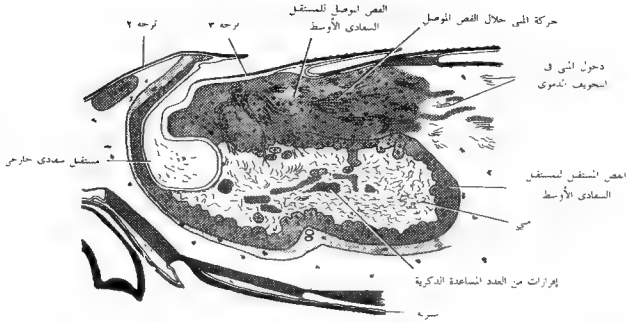
في حشرات رتبتي غمدية وعشائيه الأجنحة التي تتميز ذكورها بالقضيب الطويل يحدث إنتصاب القضيب نتيجة زيادة ضغط الدم بسبب الانقباض المفاجيء لمضلات جدار الجسم .

٩ - ٨ - ٣ نقل المنى إلى تجويف الجسم

في بعض الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Cimicoidea* يتم حقن المنى في تجويف الجسم بدلا من إيداعه في الجهاز التناسلي للأنثى ، ويسمى هذا بالتلقيح الجرحى *haemocoelic insemination* ، وتوجد عدة طرق يتم بها نقل المنى بهذه الوسيلة .

في *Altoerohynchus flavipes* يدخل القضيب الفتحة التناسلية للأنثى ويخترق جدار المهبل بواسطة شوكة موجودة بقمته ، وبالتالي يقذف المنى إلى الهيوميوف . وينتشر المنى أسفل جدار الجسم وأخيرا يتجمع بالعشاء البريتوني المحيط بالأنابيب المبيضية .

وغالبا توجه هذه التقلات تنبهات كيميائية تجعل الحيوانات المنوية في وضع يقابل الحوصلة البيضية القاعديه ثم يخترق النسيج الحويصل ومنه إلى البيضه عبر النقر .



شكل (٩ - ١١) : قطاع طولى للمستقل السفادي الخارجى والأوسط في *Xylocoris galactinus* بعد ساعة من الجماع (عن كرايوسه ١٩٥٣ Corayon) .

وفى جنس *Primicimex* يخترق المقبض الأيسر للذكر الجبهة الظهرية ليطن الأنثى عند الجماع ، ويتم ذلك عادة بين الترجة الرابعة والخامسة أو بين الترجة الخامسة والسادسة ، وهذا المقبض يغلف القضيب ، ويتم حقن المنى بالمهيولوف ثم يتجمع المنى فى غرف القلب وينتشر إلى جميع أجزاء الجسم بواسطة الهيولوف . ويلتهم كثير من المنى بواسطة خلايا الدم ولكن أعداد أخرى منه تخزن فى جرايين كبيرين بقاعدة الأنابيب المبيضيه . أما الثقوب التى حدثت بواسطة المقبض يمدار الجسم فتسند بواسطة جليد مدهوغ .

وفى أجناس أخرى ، لا يتم قذف المنى بالسائل الدموى مباشرة وإنما يستقبل المنى جيب جليدى أو مستقبل سفادى أوسط *mesospermalege* يسمى بعضو ريباجا أو عضو برليز *Ribaga or Berlese organ* ، وغالباً يكون منشأه خلايا الدم . وفى أجناس أخرى يوجد جيب جليدى يسمى بالمستقبل السفادى الخارجى *ectospermalege* وظيفته إستقبال مقبض القضيب . وقد يوجد واحد أو اثنان من المستقبلات السفادية وتختلف أمانتهم ولكن فى جنس *Afrocmimex* يوجد فى الغشاء الموجود بين العقلة الثالثة والرابعة وبين العقلة الرابعة والخامسة على الجبهة اليسرى للجسم .

أما *Xylocoris galactunus* فلديها مستقبل سفادى أوسط لإستقبال المنى ويوجد مباشرة اسفل المستقبل السفادى الخارجى (شكل ٩ - ١١) ، ويتكون من خلايا ذات تجاويف التى ترتب حول فجوة وسطية بداخلها يحقن المنى . وينتقل منها لاسفل فى لب الخلايا مكوناً فص موصل إلى التجويف الدموى ، وأخيراً تصل إلى المستقبلات المتوابع التى توجد بقاعدة الأنابيب المبيضية الجانبية حيث يجمع بها .

فى جنس *Cimex* تستغرق هجرة المنى ١٢ ساعه من بعد تناول الأنثى لوجبة الدم ويحمل المنى فى مجاميع إلى

المبيض عن طريق مسافات بين خلوية لخلايا موجهة خاصة . وبقاعدة كل أنبوبة مبيضية يتجمع المنى في جسم منوى Corpus seminalis ينشأ من الخلايا الحويصلية (دافيز ، Davis عام ١٩٦٤) .

في جنس *Orius* و *Anthocoris* لا يتم إختراق جدار الجسم حيث أن هناك أنبوبة جماع تفتح في الجهة اليسرى من الجسم بين إسترنات العقلة السابعة والثامنة وتصل إلى كيس وسطى يتجمع فيه المنى . ومن هنا يُكون المستقبل السفادى الأوسط تسجيحا موصلا بواسطته يمر المنى إلى القنوات المبيضية ، وبالتالي لا يوجد المنى في صورة حرة بداخل سائل الميمولف .

في جميع الحالات السابقة الذكر يتم هضم بعض المنى بالمستقبل السفادى الأوسط بواسطة خلايا الدم أو بالخلايا المتهمة . ويعتقد بأن المنى المهضوم ذات قيمة غذائية وربما أن نقل المنى بالتجويف الدموى وهضم المنى فيه يسهل إطالة حياة الحشرة في حالة غياب الغذاء (هنتون Hinton عام ١٩٦٤ - أ) .

٩ - ٩ سلوك بعد الجماع

Post — copulatory behaviour

يختلف سلوك الحشرات بعد الإلتواء من الجماع تماما عن سلوكها قبله . ففي جنس *Oecanthus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) وبعض الصراصير تستمر الأنثى لفترة في التغذية على غدة الصدر الخلفى الظهرية *metanotal* للذكر عقب الجماع . وهذا السلوك يمنع تغذيتها على المستودع المنوى لفترة . وقد تلتهم إناث فرس النى الذكر وتتغذى عليه ، ومن المعروف أيضا أن إناث *Carabus auratus* تتغذى على الذكر بعد الجماع . وتبدأ الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات في وضع البيض مباشرة بعد الجماع . وفي تحت رتبة *Zygoptera* وبعض الحشرات التابعة لرتبة Libellulidae يستمر ترادف الزوجين أثناء ذلك وفي حالات أخرى يعلق الذكر فوق الأنثى طارداً لأى حشرات دخيلة ، فمثلا في *Hetearina* حيث تغوص الأنثى لوضع البيض يظل الذكر حذراً لمدة ٣٠ دقيقة أو أكثر .

وقد تقوم ذكور الحشرات بالجماع عدة مرات متتالية . فتحت ظروف التجربة قام ذكر *Mormoniella* بالجماع ١٥٤ مرة في مدة ٤٥ ساعات وذكر *Aedes* ٣٠ مره في ٣٠ دقيقة . ولكن غالبا تحت الظروف الحقلية لا يحدث الجماع المتتالي الا في حالات نادرة .

وفي حالة سرعة توالى عمليات التزاوج فإنه في كثير منها لا يحدث نقل للمنى حيث أن مخزن المنى محدود . في ذكر *Aedes* يحدث الجماع نحو ٧ مرات ، في أربعة منها فقط يحدث قذف للمنى ولكن في الأيام التالية نتيجة لإنتاج حيوانات منويه حديثة يحدث نقل للمنى عند الجماع (جونيس ، ويلر ، Jones & Wheeler عام ١٩٦٥) . في أجناس الحشرات التي تنتج مستودع منوى فإن توافر المواد التي ينتج منها هذا المستودع قد يكون عامل مقيد ؛ فمثلا في ذكور *Galleria* إذا حدث جماع في حدود ٣ ساعات من جماع سابق فإن المستودع المنوى المتكون في هذه الحالة يكون صغير الحجم وغالبا يكون خالياً من المنى . أما المستودع الكامل فإنه ينتج بعد ١٢ ساعة من التلقيح السابق (خليفة ، Khalifa عام ١٩٥٠ - أ) .

وتلقح إناث عدد قليل من الأجناس ، مثال *Callitroga* (رتبة ثنائية الأجنحة) مرة واحدة فقط في حياتها ولكن معظم الإناث يتكرر عدد مرات تلقيحها ، ولو أنها تكون غير مستجيبة لفترة ما بعد الجماع . فإنثى *Gomphocer* تهاجم الذكور المتقربة إليها خلال تلك الفترة . وهذا التثبيط للسلوك الجنسي يكون نتيجة تنبيه عصبي مستقبل من القابلة المنوية الحاملة لمستودع منوى (لوهر ، هوبر ، loher & Huber) عام ١٩٦٦) . بعد مرور ساعات قليلة تلقح أنثى *Locusta* ثانيا ولكن على مدى الثلاثة أيام التالية للجماع الأول لا يحدث وصول المنى إلى القابلة المنوية حيث تكون قنواتها مسدودة بالأنبوبة القريبة للمستودع المنوى ، فيما بعد عندما تلتين هذه السدادة يمكن أن يحدث نقل للمنى من جديد . وجميع المستودعات المنوية تعطرد في حدود ١٢ إلى ٢٤ ساعة قبل وضع البيض وفي الفترة بين عملية الطرد ووضع البيض لا تستجيب الأنثى للذكر (جريجورى ، Gregory عام ١٩٦٥) . في حشرات أخرى نجد أن وجود مستودع منوى في قنوات الأنثى يمنع التلقيح لفترة . أما في إناث البعوض فالتلقيح الواحد يوفر للأنثى حيوانات منويه بعدد كاف لإخصاب كل البيض الذى تنتجه (كليمنتس ، Clements) عام ١٩٦٣) . ولكن هذا غير مؤكد في ذباب *Drosophila* حيث تستقبل الأنثى حوالى ٤٠٠٠ حيوان منوى فى الجماع الواحد وتستطيع وضع ٣٠٠٠ بيضة ، ولكن بما أن كل بيضة يحترقها أكثر من حيوان منوى واحد فإن نقل المنى من جماع واحد غير كاف لإخصاب كل البيض بالمبيض .

من المعروف أن التلقيح ونقل المنى يؤثر على عمليات التمثيل الداخلى وسلوك الأنثى ، علاوة على إخصاب بيضها . في بعض الحالات كما في الحشرات التابعة لأجناس *Pycnoscelus* و *Cimex* و *Schistocerca* فإن عملية التزاوج تصعد من سرعة تكوين البويضات ، بالإضافة إلى ذلك يزيد التزاوج في الصراصير من عدد البويضات الناضجة التى تضعها الأنثى وابتاج كيس البيض الذى يحتفظ بداخله كيس الحضنة (ستاى ، جليبرين & Stay) Gelperin , عام ١٩٦٦) . ويكون تأثير انتقال المنى على هذه العوامل بواسطة تنبيه من الخلايا العصبية المفرزة بالمخ وغدد الكوربورا ألاتا .

الفصل العاشر

وضع البيض والبيضة

OVIPOSITION AND THE EGG

في بعض الحشرات لا يوجد بالأنثى عضو خاص مرتبط بوضع البيض ، ولكن في حشرات أخرى يتحور الجزء الخلفى من الجسم وبعض الزوائد البطنية لتكوين آلة وضع البيض ovipositor وعن طريقها تتمكن الأنثى من إدخال بيضها في أماكن معينة إما بداخل النسيج النباتي أو الحيواني بدلاً من وضع بيضها على أحد الأسطح بالبيئة . وقد يوضع البيض في صورة مفردة أو في مجاميع . وفي بعض الأحيان يوضع البيض في تركيب مخصص لحمايته يسمى بكيس البيض ootheca وهذا الكيس يتكون من إفرازات الغدد التناسلية المساعدة في الأنثى . ويكون مكان وضع البيض المختار بواسطة الأنثى عادة مميزاً للنوع الواحد ، وهذا الاختيار هام حيث إن نقاء البيض حتى وتوفير الغذاء لليرقات عند فقسها ، متوقف على هذا الاختيار . ويرتبط إنتقاء المكان بجذب عام لمنطقة معينة ثم استجابة خاصة للرقعة التي يتم وضع البيض بها

ويضع الحشرات عادة كبير الحجم نظراً لاحتوائه على نسبة كبيرة من المنح . قشرة البيضة معقدة التركيب وقد تحتوي على تجاويف تكون على اتصال بالهواء الجوي وذلك عن طريق عدد من الثقوب الصغيرة أو في بعض الحالات يتم الاتصال بالهواء الجوي عبر شبكة مفتوحة . وهذا النظام يسهل تبادل الغازات حول السطح الكلى للبيضة ، وفي بعض الأحيان عندما يكون بيض الحشرات الأرضية معرضاً للغمر بالماء قد يقوم بوظيفة درع واقى ، ويقال فقد الماء من البيضة نتيجة لوجود طبقة شمعية بداخل قشرة البيضة ، وأحياناً تتكون طبقة شمعية أخرى في الحليد الجنيني embryonic cuticle .

ويستطيع كثير من بيض الحشرات امتصاص ماء أثناء نمو الجنين به وبالتالي يزداد البيض جداً في الحجم . كذلك يوجد بقشرة البيضة ثقب واحد صغير أو أكثر من ثقب ماراً إلى داخلها حيث يدخل الحيوان المنوى إلى داخل البيضة عن طريقة .

١٠ - ١ وضع البيض Oviposition

١٠ - ١ - ١ عادات وضع البيض

لاختيار الأنثى مكاناً مناسباً لوضع البيض أهمية كبرى وذلك لكي تضمن حماية البيض من الظروف البيئية ، وكذلك لتوفير غذاء مناسب لليرقات التي تكون ضعيفة الحركة فور خروجها من البيضة . فمثلاً تضع حشرات

حرسية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسة بيضها على الأسطح النباتية الملائمة لغذاء اليرقات ، وكثيراً ما تختار السطح السفلى للورقة حتى لا يكون البيض معرضاً لدرجات الحرارة والجفاف . ويتم لصق البيض على الأسطح النباتية بواسطة افرازات من الغدد التناسلية المساعدة . وقد تضع البيض في صورة فردية كما في *Pieris rapae* أو في مجاميع كما في *Pieris brassica* .

وتضع انثى أسد المن *Chrysopa* (رتبة شبكية الأجنحة) البيض على اسطح النبات محمولاً على سويقة قد يصل ارتفاعها إلى ١٥ سم . وتلتصق على السويقة بإفرازات لزجة سرعان ما تتصلب عند تعرضها للهواء عقب سحبها من جسم الأنثى .

قد يتم وضع البيض في التربة كما في حشرات فصيلة *Asilidae* والنطاطات من رتبة مستقيمة الأجنحة . وكثير من ذباب رتبة ثنائية الأجنحة يضع البيض بداخل أو على سطح روث أو جيفة الحيوانات . فمثلاً تصنع حشرة *Orthellia* ثقباً بواسطة آله وضع البيض في الروث المفروز حديثاً ويتم توسيع الثقب بواسطة الضغط الخارجى بآله وضع البيض ، وبهذا التجويف المتكون يتم وضع من ٢٥ إلى ٣٥ بيضة (شكل ١٠ - ١١ أ) . وفى فصيلة *Acrididae* تحفر الأنثى تجويف في التربة ويتم وضع البيض في مجاميع بداخله .

كثيراً ما تضع انثى حشرات *Thysanoptera*, *Tent*, *hredinidae* and *Tettigoniids* البيض في النسيج النباتي مستخدمة آله وضع البيض . وقد يكون مكان وضع البيض مميزاً كما في حشرات الترس حيث تستطيع التمييز بين بتلة وقنابة الزهور لنوع معين من النباتات ، أو قد يتم وضع البيض بدون تمييز المكان كما في *Meconema* (رتبة مستقيمة الأجنحة) التى تضع بيضها في شقوق بجزغ الشجر أو على فطريات نامية على الجزغ .

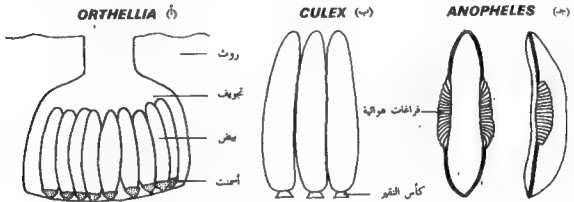
وكثيراً من الحشرات المتطفلة من رتبة ثنائية الأجنحة تضع بيضها على العائل المناسب ، في حين ان الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة لديها آله وضع بيض متخصصة لوضع البيض بداخل جسم العائل . وفى بعض الأجناس المتطفلة قد تضع الأنثى البيض في مكان ينتشر به العائل بدلاً من وضعه على العائل نفسه ، فيتم وضع بيض الحشرات التابعة لفصيلة *Trigonidae* على أوراق النبات وذلك لكي تصل اليرقات إلى عائلها ونظراً لضيق كثير من هذا البيض فهذه الحشرات تنتج عدداً كبيراً من البيض قد يصل إلى عدة آلاف بيضة في أيام قليلة (كلاوزين Clausen, عام ١٩٤٠) . ويتم ايداع بيض *Meloid* بمكان قريب من عش العائل وعند الفقس تبحث اليرقات عن العائل .

وتضع حشرات *Cordylobia* (رتبة ثنائية الأجنحة) بيضها بعيداً عن العائل ، أما حشرات *Dermatobia* (ذبابه الإنسان النيرة) فتضع الأنثى البيض على آفات أخرى وخاصة البعوض والقراد وتقوم هذه الآفات بحمل هذا البيض إلى العائل . فتنتظر الذبابة بجوار لإحدى البرك وعند خروج البعوض من طور العذراء تلحق به وتضع حوالي ١٥ بيضة على بطن البعوض . وظاهرة استغلال حيوان من نوع معين لحيوان من نوع آخر لتوفير وسيلة انتقال له تسمى التسيخ *Phoresy* .

ولأجناس حشرية أخرى عادات مختلفة لوضع البيض ، فمثلاً حشرات *Scarabaeus* (رتبة عمدية الأجنحة) تبنى غرماً تحت التربة ويخزن بها كودم أو أكثر من الروث ويضع بيضه في كل كودم ، ويعتبر الروث غذاء ليرقاته .

وفى جنس *Copis* (رتبة غمدية الأجنحة) يتم بناء غرفة تحت التربة بواسطة الذكر والأنثى معا . أما فى الحشرات الاجتماعية فيتم وضع البيض فى خلايا منشأة خصيصاً لذلك .

كذلك توجد عادات مختلفة لوضع البيض فى الحشرات ذات اليرقات المائية ، فمثلا فى البعوض من جنس *Culex* تستقر الأنثى على سطح الماء بمجموعة من البيض تضم من ١٥٠ - ٣٠٠ بيضة تطفو على سطح الماء فى وضع عمودى حيث أن كأس النقر الذى يوجد بطرف البيضة غير قابل للبلل فى حين أن باقى قشرة البيضة قابل للبلل (شكل ١٠ - ١ ب) . وهناك أجناس أخرى من البعوض مثل *Anopheles* تضع بيضها فى صورة فردية على سطح الماء ويتحدد اتجاه طفوه العلوى بالسطح البطنى للبيضة الذى يوجد به فراغات هوائية بقشرة البيضة (شكل ١٠ - ١ ج) .



شكل (١٠ - ١) : (أ) : حشرات جنس *Orthellia* بدائل تجويف فى روث سمواى (من هتون ، *Hinton* عام ١٩٦٠) .
(ب) : بيض بعوض جنس *Culex* مينا كأس النقر الكاره للبلل .
(ج) : بيض بعوض جنس *Anopheles* سطر بطنى وجانبى (من مارشال *Marshall* عام ١٩٣٨) .

ويوضع بيض الرعاشات على سطح الماء إما نتيجة إسقاطه من أعلى أو بملامسه نهاية البطن لسطح الماء ، ولكن فى هذه الحالة يسقط البيض تدريجياً إلى القاع . وفى حالات أخرى كما فى الماموش من جنس *Chironomus* يتم وضع البيض فى خيط يرسى بالسطح (شكل ١٠ - ١ ب) .

وقد تضع حشرات أخرى ذات يرقات مائية بيضها على النباتات العائمة كما فى بعض مجموعة الحشرات التابعة لرتبة *Zygoptera* .

كذلك تلجأ إناث حشرات *Nepa* لوضع البيض بحيث يكون القرن التنفسى أعلى سطح الماء ، وقد تفوص بعض الحشرات بالماء لوضع بيضها ، ويحدث ذلك مثلاً فى بعض الرعاشات من تحت رتبة *Zygoptera* التى تضع بيضها على الأجزاء النباتية المغمورة فى الماء ، وإناث *Hetaerina* قد تفوص لعمق ١٠ - ١٢ سم وتستمر تحت الماء لمدة ساعة تقريباً لكى تضع بيضها على جذور نبات *Salix* (بيك ، سالباك ، *Bick & Salgback* عام ١٩٦٦) . وتضع الخنافس المائية أيضاً بيضها بالماء وبعضها مثال *Agabus* تضع بيضها على هيئة صفوف داخل

غمد الأوراق لنباتات مائية (جاكسون Jackson عام ١٩٥٨) . أما خنافس *Ilybius* (رتبة غمديه الأجنحة) فتضع بيضها داخل أنسجة النباتات المائية بجوار الفراغات الهوائية الموجودة داخل النبات (جاكسون Jackson عام ١٩٦٠) . وأخيرا قد تضع الحشرات بيضها بأماكن مجاورة للماء بحيث عند الفقس تستطيع اليرقات أن تجد طريقها بسهولة إلى الماء ، مثال ذلك بعض أنواع الرعاشات وبعض حشرات رتبة *Trichoptera* . أما إناث بعوض *Aedes* فتضع بيضها على التربة المجاورة للماء والتي يمكن أن يكون عرضه لماء ولا يفقس البيض إلا عند وصول الماء إليه .

١٠ - ١ - ٢ كيس البيض

في معظم الحالات يتم لصق البيض أعلى أو أسفل سطح التربة ، ولو أن بعض أجناس الحشرات تضع بيضها داخل كيس بيض متكون من إفرازات الغدد التناسلية المساعدة . فمثلا في الصرصور من جنس *Blatta* تضع الأنثى البيض في صفين ، بكل صف ٨ بيضات داخل كبسولة تدبغ أثناء تكوينها (شكل ١٠ - ١٢) وعلى طول الحافة العلوية للكبسولة توجد نتوءات تتصل بالهواء الخارجي عن طريق ثقب صغير وذلك لنفس البيض .

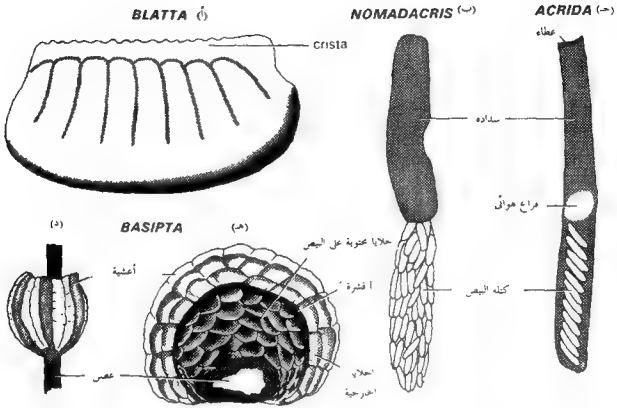
وتضع إناث الجراد التابع لفصيلة *Acrididae* البيض أسفل التربة في مجاميع على هيئة كتل يصممها إفراز رغوي ، أما الحشرة التي تعلق كتلة البيض فتغطي بطبقة من نفس المادة الرغوية (شكل ١٠ - ١٢ ، ب) .

وقد يكون البيض بالكتلة الواحد غير منتظم الترتيب كما في الحشرات التابعة لفصيلة *Pyrgomorphidae* و *Cyrtacanthacridinae* (شكل ١٠ - ٢ ب) أو مرتب في صفوف مستقيمة كما في *Truxalinae* و *Acridinae* (شكل ١٠ - ٢ ج) . وتضع بعض الأجناس كتلا بها عدد قليل من البيض ، فمثلا *Badistica* تضع بين ١ - ٦ بيضات بالكتلة في حين تضع *Phymateus* ما يزيد عن ٢٠٠ بيضة في الكتلة الواحدة .

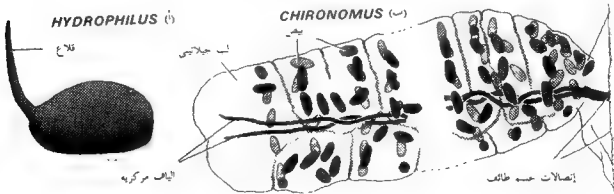
أما خنافس *Tortoise beetles* فتضع بيضها في كيس يختلف شكله وتركيبه باختلاف الأجناس ، فمثلا في جنس *Basipta* يتم لصق كيس البيض على جزء النبات الذي تتغذى عليه الحشرة . ويتركب الكيس المفرد من الغدد التناسلية المساعدة من عدد كبير من الرقات وهذه تضغط على هيئة صفائح أثناء خروجه من جسم الأنثى . ويتم وضع هذه الصفائح على هيئة كأس مفتوح مقسم من الداخل إلى ٣٠ خلية (شكل ١٠ - ٢ د ، هـ) . وبه وضع بيضة بكل خلية ، ومن الخارج تلتصق الصفائح بإحكام لتكون قشرة صلبة ويلبها للخارج طبقة رقيقة من الرقات المفككة (موير ، شارب Muer & Sharp عام ١٩٠٤) .

أما *Plataspis* (رتبة نصفية الأجنحة الغمر متجانسه) فتضع الأنثى البيض في صفين ثم يغطي بكرات مستطيلة صلبة ناتجة من إفرازات خاصة بالأعضاء . وتغطي حشرة *Coptosoma* (رتبة نصفية الأجنحة الغمر متجانسه) بيضها بطبقات اسمتيه غير منتظمة الترتيب بحيث تحصر فقاعات هوائية في نقر عميقة .

وتضع الحشرات المائية من جنس *Hydrophilus* بيضها داخل شرنقة حريرية ذات قلع (شكل ١٠ - ١٣) ، وهناك حشرات أخرى يضم بيضها خيوط من مادة جيلاتينية كما في أنواع الهماموش من جنس *Chironomus* وحشرات رتبة *Trichoptera* (شكل ١٠ - ٣ ب) .



شكل (١٠ - ٢) . (أ) كيس في صراصير جنس *Blatta* (عن Rugge, 1965) (ب) و (ج) ككل البيض في الجراد من جنس *Nomadocris* و *Arida* (عن Chapman and Robertson, 1958) (د) كيس البيض في جنس *Basipta* (هـ) قطاع عرضي في كيس البيض لجنس *Basipta* (عن Muir and Sharp, 1904).



شكل (١٠ - ٣) : (أ) شرنقة البيض في الحشرات *Hydrophilus* ، (ب) خيوط البيض في *Chironomus* (عن Miall, 1922).

١٠ - ١ - ٣ إختيار مكان وضع البيض

يمكن تميز مرحلتين لإختيار مكان وضع البيض ؛ الإختيار الأولى وهو عبارة عن إستجابة عامه للبيئة يليها مرحلة ثانية حسبيه التى تعتمد على استجابة دقيقة محده .

والإختيار الأول للمكان يتعلق بعوامل عديدة وسلوك ما قبل وضع البيض ، فمثلا يتميز الجراد والنطاط بتفضيل الأماكن الدافئه بأرض مفتوحة (بوبوف, Popov) عام ١٩٥٨) . ويتأثر إختياره كذلك بوجود النباتات المناسبة التى تتغذى عليها تلك الحشرات . ولو أن إناث *Nomadocris* قد تضع بيضها بالمساحات الخالية من الزرع إلا أنها تضع عددا أكبر من البيض بجوار الأفرع النباتية (شكل ١٠ - ٤) . فى حشرات أخرى يوجد عادة عامل جذب لمنطقة معينه ، فالبعوض ينجذب إلى الماء تحت تأثير نمو نباتى بالمنطقة وبكمية الضوء المنعكسة على سطح الماء . أما إناث *Pieris* التى تكون على وشك وضع بيضها فيجذبها الأسطح الخضراء ، فى حين أن بمرحلة سابقة للحشرة يكون اللون الأزرق أو الأصفر أكثر جذبا . فى أجناس أخرى تعتبر عوامل الشم أكثر من العوامل البصرية تنبها لجذب الحشرة لإختيار مكان وضع البيض . فمثلا تحت رائحة شمع النحل فرأشه الشمع *Achroia* على الجرس باله وضع البيض (ماكينجز , Makings عام ١٩٥٥) . أما *Mormoniella* فنبقى بالمنطقة الملوثة برائحة عائلها حيث تبحث على عذارى *Calliphora* التى تتطفل عليها (إدواردزو , Edwards عام ١٩٥٥) . وذلك أيضا ينطبق على حشره *Nemeritis* (رتبة غشائية الأجنحة) المنطلقة على يرقات *Ephestia* (رتبة حرشفية الأجنحة) (ويليمز J. R. Williams عام ١٩٥٢) . و *Rhizopertha* (رتبة غمديه الأجنحة) التى تنجذب إلى رائحة الخبوب (كرومى , Crombie عام ١٩٤٢) .

وهذه المنبهات العامه للإختيار الأولى هى الأساس التى تختار الحشرة عن طريقها أماكن وضع البيض ، ولذا فهى تعتبر أسلوب فى السلوك لإختيار المكان النهائى لوضع البيض . وترتبط هذه بأعضاء حس كيميائيه محمولة على قرون الاستشعار أو الرسغ أو آله وضع البيض . فأنتى الجراد تدق على سطح التربة بطرف نهاية البطن ثم تجسها بآلة وضع البيض وترفض الأسطح الصلبة منها وتقبل السطح الرمل الغير صلب وتبدأ فى الحفر . ويتم وضع البيض فقط فى حالة وجود التربة الرطبة ، أما التربة المالحه فلا تضع بها بيضها . فى الجراد الصحراوى *Schistocerca* يتأثر الإختيار النهائى للمكان بوجود جراد آخر حيث تفضل وضع بيضها فى مجتمع مزدحم بأفرادها . وهناك تنبيهات بصرية وشمية هى التى تتحكم فى تجمع الجراد (نوريس , Norris عام ١٩٦٣) .

ولو أن البعوض ينجذب إلى المناطق المائية إلا أنه لا يتم وضع البيض مباشرة عند الوصول إلى سطح الماء . فوضع البيض يعتمد إلى حد كبير على حلول تنبيه لأعضاء حس برسغ الحشرة تنبيه بملاسة سطح الماء . فبعوض *Aedes* و *Culex* يرفض الماء الذى به نسبة عالية من الأملاح ، والرفض غالبا يرجع إلى التركيز الاسموزى العالى للمحاليل الملحية .

وفى أجناس أخرى يعتبر الأس الأيلدروجينى عامل مهم لإختيار المكان (هودسون , Hudson عام ١٩٥٦) . إناث *Pieris brassicae* تستعمل أعضاء استقبال على الرسغ وتلجأ إلى الترق بواسطة زوج الأرجل الأماميه على سطح النبات حيث لا تضع بيضها إلا على النبات الذى به نسبة عاليه من زيت الحردل ، وتختار الأشى السطح

السفلى الأوراق النبات مفضلة الظل ولذلك تلجأ إلى التلذ لأسفل أثناء وضع البيض (دافيد ، جاردنر & David Gardiner عام ١٩٦٢) .

وتستعمل إناث *Nemeritis* أعضاء حرس على قرون الإستشعار حيث تقوم بذبذبة قرون استشعارها فوق الأسطح إلى أن تعثر على العائل وعندئذ تبدأ بحس جسمه بواسطة آله وضع البيض ، ونتيجة لذلك يرتد العائل مما يدفع الأنثى المتطفلة إلى غرز آله وضع البيض بقوة مما يزيد من فرصها لاختراق جلد العائل . وعند إختراق جدار الجسم تستطيع الأنثى بواسطة أعضاء الحس الموجودة على آله وضع البيض أن تستبين وجود بيض طفيل آخر ، وفي هذه الحالة ترفض وضع بيضها وذلك لعدم ملائمة العائل .

١٠ - ٩ - ٤ ميكانيكية وضع البيض

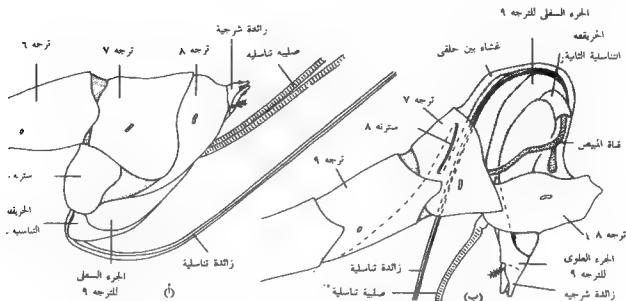
معظم أجناس الحشرات التي لا يوجد بها زوائد بآله وضع البيض تضع بيضها على أحد الأسطح البالية أو قد تكون الحلقات البطنية الطرفية مستطيلة أو تلسكوبية تتمكن بواسطتها من وضع البيض بداخل الشقوق .

وفي بعض الحالات توجد زوائد متخصصة ذات علاقة بعملية وضع البيض . ففي كثير من حشرات فصيلة *Asilidae* تحمل الحشرات أشواكا على صفائح تسمى المعازر *acanthophorites* توجد بطرف نهاية البطن وأثناء وضع البيض تزيح هذه الأشواك التربة بحيث تسمح لنهاية البطن بالدخول بالتربة ، وعند سحب البطن تتساقط التربة مغطية البيض (أولدرويد ، Oldroyd عام ١٩٦٤) . والخنفساء *Ilybius* آله وضع بيض بها صفيحتان ذوات أسنان دقيقة . وتتوالى أطراف الصفيحتين إختراق نسيج النبات المناسب ، وبواسطة حركة منشارية منتظمة يقطع جانب من النسيج الباقي على هيئة لسان حيث تضع الحشرة بيضها بالقطع المتكون وتغطها بلسان النسيج الباقي أثناء سحب صفيحتي آله وضع البيض (جاكسون ، Jackson عام ١٩٦٠) .

أما أجناس الحشرات التي تكون مزودة بآله وضع بيض مستمدة من زوائد الحلقات البطنية الثامنة والتاسعة فتخترق النسيج عن طريق حركات جانبية للمصاريح تجاه بعضها مشابهة لحركة آله اللسع في نخل العسل . وفي ذبابه الحس *ichneumon* تتحنى نهاية البطن لأسفل عند بداية وضع البيض بحيث تتجه المصاريح تجاه البطن بدلا من أن تتجه إلى أسفل (شكل ١٠ - ٤) . وتشق الزوائد التناسلية طريقها في نسيج العائل أو في الخشب الذي ينخره العائل كما في *Rhyssa* وذلك بواسطة حركات سريعة غادية ذاهبة . ولا تدخل الصفائح التناسلية مكان الحرح ولكنها تنحرف خارجه . وبهذه الوسيلة تستطيع حشرات *Rhyssa* أن تنخر الخشب إلى عمق يصل إلى ٣ سم في حدود ٢٠ دقيقة .

في نخل العسل *Apis* تتحور آله وضع البيض إلى آله لسع إلا أن ميكانيكية حركتها تشابه ذبابه الحس ، وعندما تكون الحشرة مستعدة للسع يرتفع الجزء القاعدي لآله اللسع لأعلى نتيجة لحركة الطرف الأمامي لاسترنة الحلقة السابعة في حين أن غمد آله اللسع ينخفض بواسطة العضلات (شكل ١٠ - ٥ - ١ - ب) . أما حركة الوخذ النهائية التي تدفع بواسطتها أطراف المصاريح داخل العائل فتم نتيجة حركة البطن إلى أسفل ، وعملية إختراق العائل تتم بواسطة حركة الأنصال على الرمح ، وتم هذه الحركات بواسطة عضلات مقربة مبدعة تمتد على كلا طرفي

الحريققات التناسلية الثانية والصفيحة المربعة التي تمثل الجزء الجانبي لترجة الحلقة التاسعة . والصفيحة المربعة حرة الحركة لأن الجزء الوسطى لترجة عشائى والحركات المتتالية من الإنقباض والإنسباط لعضلات الحريققات التناسلية تحركها إلى الأمام والخلف (١٠ - ٥ ج ، د) .



شكل (١٠ - ٤) : الجزء القاعى من آلة وضع البيض في *Megarhyssa* رتبة عشائية الأجمة . (أ) وقت الراحة . (ب) وضع الصليات البنية وآلة وضع البيض أثناء وضع البيض (بعد إزالة الأغشية) . (عن سنودجراس Snodgrass سنة ١٩٣٥) .

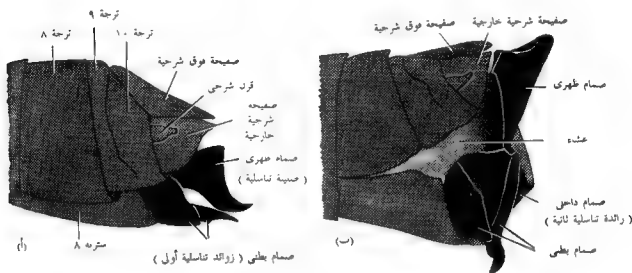
وهذه الحركة تغير الصفائح التناسلية على التآرجح يمكن تفصلها بالحريققات التناسلية الثانية (شكل ١٠ - ٥ ج ، د عند النقطة X) ، وبالتالي فإن حركة النصل تتناسق مع حركة الرمح . ويلاحظ أن حركة النصل من كل جانب ليست مترابطة ولكنهما يتمسكان بواسطة أطرافهما الشائكة أثناء دفعهما داخل الجرح ، وبالتالي فبدلاً من أن تسحب العضلة الضامة النصلين من الجرح فإنها تؤدي إلى خفض الطرف الأمامى للحريققات التناسلية الثانية لكي تعيد الصليات إلى وضعها الأصلي وفي نفس الوقت تدفع الرمح بداخل الجرح . وبحركات وخذ متتالية تدفع آلة اللسع تدريجياً إلى مساهة أعمق . يتم وأيضاً حقن السم بواسطة حركة النصل حيث أن مخزن السم نفسه خالى من العضلات . يحمل كل فصل صمام مقعر ينطبق في غمد آلة اللسع (شكل ١٠ - ٥ هـ) ، وتدفع حركات هذه الصمامات أثناء حركة النصل للداخل والخارج إلى مرور السم بالعمق والخروج من شق بطرف النصل (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٦) .

وتختلف حركة الصمامات تماماً في فصيلة *Acrididae* حيث تكون مرتبطة بحركات فتح وقفل الصمامات الظاهرية والبطنية أكثر منها بحركات إنزلاق (شكل ١٠ - ٦) . وتنتج هذه الحركات من عضلات تتصل بوتر هيكلي داخلي يوجد بقاعدة الصمامات ، بالإضافة إلى عضلات أخرى على صلة مباشرة بالصمامات . تبدأ الحشرة في الحفر عن طريق رفع الجسم لأعلى بواسطة الزوج الأول والثاني للأرجل ويقوس طرف نهاية البطن لأسفل بحيث تضغط في اتجاه عمودى على سطح التربة . تزج حركة فتح الصمامات جزئيات التربة السطحية وتفرقها جانباً .

ويزيده ضغط نهاية البطن إلى أسفل تعمل الصمامات حفرة بالترية تدريجيا ، ويزيادة عمق الحفرة تستطيل بطن الحشرة عن طريق بسط الأغشية بين عقليه للحلقات البطنية الرابعة والخامسة ، والخامسة والسادسة ، والسادسة والسابعة . وهذه الأغشية لها القدرة على التمدد حيث طبقة الجليد الداخلي بها مكونة من رقائق وتعملها طبقة رقيقة من الجليد السطحي الذي ينتش بزوايا قائمة على المحور الطولي للجسم ، وباستطالة البطن تنفرد الشايبا وينبسط الجليد الداخلي (توماس Thomas عام ١٩٦٥) . وفي الذكر وكذلك الإناث الغير بالغة تكون الأغشية بين الحلقية غير قابلة للتمدد كما يحدث في الإناث البالغة ، وهذا يشير إلى حدوث بعض التغيرات عند البلوغ .

شكل (١٠ - ٥) : ميكانيكية آلة البيع في محل *Apis* (١) آلة البيع محبوبة (ب) آلة بسيطة. (ج) ، (د) حركة التصل نتيجة حركة الصفيحة الزمبة إلى الأمام والخلف مؤدياً إلى تأرجح الصفيحة التناجبية بمكان تغصنها (X) . (هـ) الجزء القاعدي من التصل مبدأ الصمام .
(ع) ستودجراس *Sudogras* سنة ١٩٧٥ .

و غالباً تكون بداية تمدد وإستطالة البطن نتيجة عملية شد صمامات آله وضع البيض أثناء فتحها وقت الحفر ، ولكن للإحتفاظ بالاستطالة فلا بد من حدوث ضغط من داخل الجسم ، وبإستطالة البطن تكون هناك زيادة في الحجم الكلي للجسم علماً بأن ضغط الهيوليف يثبت نتيجته لتمدد الأكياس الهوائية وإبتلاع الهواء بواسطة الحوصلة والزوائد الأعورية للإمعاء ، ويتم ضخ الهواء بالجهاز القضي بحركات تهويه بواسطة الرأس وتكون هذه الحركات منتظمة مع حركة قفل وفتح الثغور التنفسية بالخلفة الصدرية الأمامية . وعند وضع البيض يتمدد المزيد من الأكياس الهوائية البطن لكي تحافظ على الضغط الداخلي للهيوليف . وعند الإنتهاء من وضع البيض تملأ الأكياس الهوائية التحويف البطني بين الحلقات البطنية الأولى إلى الخامسة ويزداد حجم الجهاز القضي بحوالى ١١٧٪ عن حجمه عند بدايه عملية وضع البيض .



شكل (١٠ - ٩) : رسم لتوضيح كيفية فتح صمامات آلة وضع البيض في *Schistocerca* (أ) الصمامات مفتوحة (ب) على توماس Thomas (١٩٦٥).

وتنقطع عملية الحفر على فترات نتيجة لأن الأثني تسحب بطنها جزئياً من الحفرة ، وتحركات بسيطة بواسطة صمامات آله وضع البيض مع حركات دائرية للبطن يتم كبس جدار الحفرة . وحتى في التربة المناسبة قد تنهر الأثني الحفرة وتبدأ في حفر أخرى ، وعند حفر واحدة مناسبة تبدأ في وضع البيض . وقبل نزول أى بيضة تملأ الأثني جهازها القصي بمزيد من الهواء نتيجة لحركات رأسها السريعة ثم تقفل الثغور التنفسية الصدرية وتدفع الهواء للخلف مؤدية إلى حدوث إنتفاخ البطن ، وتستمر البطن هكذا متنفخة إلى أن يتم وضع البيض وبعدها تتحرك الرأس للأمام مره أخرى فينتهي الضغط . وفي أثناء نزول البيض تكون فتحة الفم ممتلئة بوجه القاعدة . عند الإنتهاء من نزول البيض يتم إفراز السداة الرغوية بالخزء العلوى للحفرة ، وعند السحب النهائي للبطن تكشف الأثني سطح التربة بواسطة رسغ زوج الأرجل الخلفية لتغطية الحفرة وتستغرق هذه العملية ساعتين منها ٢٠ دقيقة لنزول البيض . ووضعها .

١٠ - ٢ - البيضة The egg

١٠ - ٢ - ١ التركيب

بيض الحشرات النموذجي يكون كبير الحجم حيث أنه يحتوي على نسبة كبيرة من المح ، فمثلا بيض فصيلة Acrididae يصل طوله إلى ٨ مم وقطره ١ مم ، أما بيض الحشرات الصغيرة مثل الذباب من فصيلة Musca فلا يزيد طول البيضة عن ١ مم . وبعض الحشرات المتطفلة داخليا من رتبة غشائية الأجنحة التي تنمو يرقاتها بالسوائل الداخلية لحشرات أخرى يكون بيضها صغير الحجم ، وبه نسبة قليلة جدا من المح . وعلى سبيل المثال فيبيض حشرات Platyasteridae التي تتطفل على يرقات Cecidomyid يبلغ طوله ما بين ٠.٢ ، ٠.١ مم .

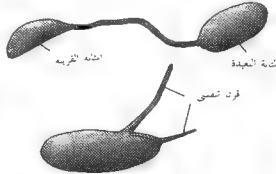
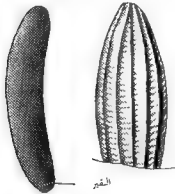
ويظهر بيض الحشرات في أشكال مختلفة ، و كثيرا ما يتخذ شكل منطاد كما في حشرات رتبتي مستقيمة وغشائية الأجنحة (شكل ١٠ - ١٧) ، أو غروط كما في *Pieris* (شكل ١٠ - ٧ ب) ، أو مستدير كما في كثير من الفراشات ورتبة الحشرات نصفية الأجنحة الغير متجانسة . ويبيض بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة وفصيلة Nepidae قد تمتد قشرته على هيئة قرن (شكل ١٠ - ٧ د) ، في حين أن كثيرا من بيض الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة تتميز بوجود تنوء يُسمى بالسويقة Pedicle في أحد أطراف البيضة . أما بيض *Encyrtus* (رتبة غشائية الأجنحة) فيأخذ شكلاً شاذاً حيث يتكون من مئنتين متصلتين بأنبوبة صغيرة (شكل ١٠ - ٧ ج) ، وأثناء وضعه تنتقل محتويات البيضة من المئنة القريبة إلى المئنة البعيدة ثم تفقد المئنة القريبة . ويُعتقد أن هذا التركيب قد يسهل من دخول البيضة إلى جسم العائل من خلال ثقب صغير نسبياً .

LOCUSTA (أ)

PIERIS (ب)

MICROTERTYS (ج)

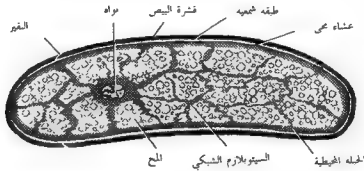
CAPSUS (د)



شكل (١٠ - ٧) : بعض أشكال البيض (أ) *Locusta* (رتبة مستقيمة الأجنحة) . (ب) *Pieris* (رتبة حرشفلية الأجنحة) . (ج) *Microterys* (رتبة غشائية الأجنحة) . (د) *Drosophila* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة) . (ملحوظة : يختلف مقياس الرسم في الأشكال السابقة) .

يُكون السيتوبلازم في البيضة الحديثة الوضع من طبقة محيطة تُسمى السيتوبلازم المحيطي Periplasm وشبكة داخلية غير منتظمة بها الملح . وتحتل نواه الزيجوت عادة مكان خلفي بالبيضة . وتحاط البيضة بالغشاء المحي Vitelline membrane يليه للخارج الكوريون chorion أو قشرة البيضة وبها طبقة شمعية من الداخل (شكل ١٠ - ٨) .

وفي مراحل التطور التالية يتم تكوين طبقة الجليد المصل Serosal cuticle التي تتركب من طبقة جليد داخل شيتيني Chitinous endocuticle وقد يسمى بالجليد الأبيض White cuticle ، ثم طبقة الجليد السطحي Epicuticle ويوجد بها طبقة شمعية ثانية مدججة بالغشاء المحي . وبالجزاء الأعظم من طبقة الجليد السطحي ، والذي قد يسمى بالجليد الأصفر yellow cuticle ، توجد الطبقة الشمعية أسفل طبقة ليفية (سليفر ، سيخون & Sekhon ، عام ١٩٦٣) .



شكل (١٠ - ٨) : رسم تخطيطي يوضح تركيب البيضة .

تركيب قشرة البيضة (الكوريون) : يتم إفراز قشرة البيضة التي تسمى بالكوريون بواسطة الخلايا الحويصلية أثناء وجود البيضة بالمبيض . والسطح الخارجي للكوريون غالبا ما يكون عليه نقوش ، كثيرا ما تكون على هيئة رسوم سداسية تتعكس لشكل الخلايا الحويصلية ، وفي أحيان أخرى قد يكون السطح ذو أضلاع أو عليه نقر وينتج ذلك من عدم انتظام إفراز الكوريون بواسطة الخلايا الحويصلية (شكل ٨ - ١٢) .

قد يتميز الكوريون إلى طبقتين ، طبقة داخلية أو القشرة الداخلية endochorion وطبقة خارجية أو القشرة الخارجية exochorion . ويدخل في تركيب الطبقة الخارجية البروتين المدبوغ وكوريونين chorionine وهو مشابه في تركيبه لطبقة الجليد السطحي بجدار جسم الحشرة .

وفي حشرة *Rhodnius* تتركب طبقتي الكوريون من عدد من الطبقات المميزة كيمالويا (شكل ٨ - ١٢) ، وكذلك في *Carausis* حيث تكون القشرة الخارجية عبارة عن طبقة من البروتين المدبوغ وطبقة من بروتين ليفي مترسب به جير ، وطبقة من ليو بروتين (وبجلسورث ، يمنت ، Wigglesworth & Beament ، عام ١٩٥٠) . ولكن في حالات أخرى لا يمكن تمييز الطبقتين بوضوح .

وغالبا ما تنتشر فراغات هوائية بعض مناطق الكوريون . فمثلا في حشرة *Tetrix* (رتبة مستقيم الأجنحة) تكون الطبقة القاعدية للكوريون على هيئة صفيحة مستمرة تبرز منها دعائم تحجز بينها فراغات هوائية (شكل ١٠ - ١٩) ، وتخرج من الدعائم أفرغ جانبية التي قد تلتحم أطرافها الخارجية ، وبالتالي تظهر الطبقة الخارجية للكوريون كأنها صفيحة مثقبة (شكل ١٠ - ٩ ب) .

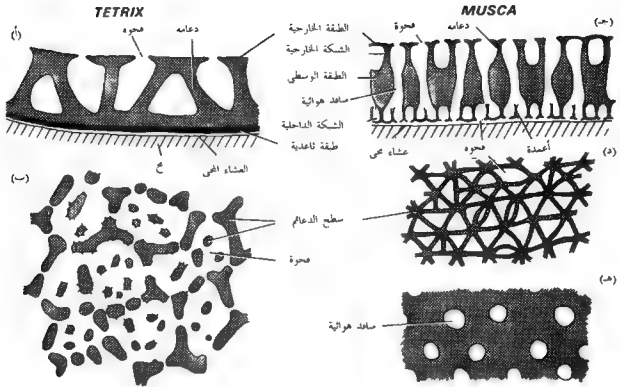
في حشرات أخرى يكون التركيب أكثر تعقيدا ، فمثلا في ذباب *Musca* تنتشر الفراغات الهوائية بغزارة على هيئة شبكة في الطبقة الخارجية والداخلية للكوريون (شكل ١٠ - ١٩ ، د) ، وهذه تتصل ببعضها عن طريق أنابيب دقيقة تسمى *aeropyles* أو منافذ هوائية مارة بالطبقة الوسطى (شكل ١٠ - ١٠) .

ويتميز السطح الخارجي للكوريون بأنه كاره للماء في بيض *Musca* و *Calliphora* ، أما في بيض *Tetrix* و *Erioischia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فيبتل السطح بسهولة .

وقد يكون لبيض بعض الأجناس غطاء *operculum* ويتصل بجسم البيضة عبر خط ضعيف لتسهيل عملية الفقس (شكل ١٠ - ٧ هـ) مثل هذا الغطاء يوجد في *Cimicomorpha* و *Eriaeischia* . ويختلف تركيب غطاء البيضة عن باقي قشرة البيض ولو أنه يتركب من نفس العناصر ، ولكن به تكون طبقة الجليد الداخلي أقل سمكا ولو أن الطبقة المحيطة *amber layer* تكون أكثر سمكا . وتظهر النقر الحويصلية على هيئة شقوق ولكنها لا تمتد إلى طبقة الجليد الداخلي . ويتصل الغطاء بباقي القشرة عن طريق عمود مغلف *Seal bar* يتكون من طبقة دقيقة جداً من الجليد الداخلي وطبقة محيطة سميكة . ويوجد خط ضعيف التركيب بمكان اتصال العمود المغلف بالغطاء (بيمنت ، Beamont عام ١٩٤٦ - أ ، ١٩٤٧) .

وبيض بعض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة به خطوط فقس تمثل خطوط ضعيفة التركيب ينشئ عندها البيضة وقت فقس اليرقات . في *Musca* و *Calliphora* تكون خطوط الفقس على هيئة ضلعين يمتدان بطول المحور الطولي للبيضة (شكل ١٠ - ١٩) . على طول الضلعين تمد الطبقة الداخلية للكوريون للخارج بحيث يبدو لكل ضلع طبقتين داخليتين خلفاً لخلف (شكل ١٠ - ٩ جـ) . وفي *Calliphora* يختلف تركيب سطح الكوريون بين خطوط الفقس عن المناطق الأخرى للقشرة (هنتون ، Hinton عام ١٩٦٠ - أ) .

النقير *Micropyle* : بما أن الكوريون يتم ترسيبه أثناء وجود البيضة بالبيض فلا بد من إيجاد وسيلة تسمح بدخول الحيوان النوى ، وهذه الوسيلة يحققها وجود النقير الذي هو عبارة عن قنوات قمعية الشكل تمر بطبقات الكوريون . ومعظم بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة لديها نقير واحد في وضع قس . أما بيض حشرات فصيلة *Acrididae* فيها من ٣٠ - ٤٠ نقير مرتبة في صورة حلقة حول الطرف السفلي للبيضة (١٠ - ١١ جـ ، د) . أما في معظم بيض *Cimicomorpha* فيوجد النقير في مكان إتصال غطاء البيضة بجسم البيضة :

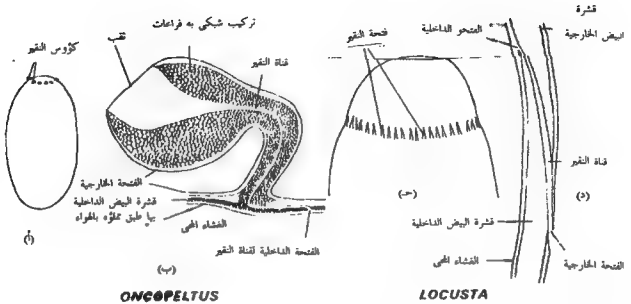


شكل (١٠ - ٩) : تركيب الكوريون في بيض *Tetrix* و *Musca* (أ) قطاع عرضي لبيضة *Tetrix* ، (ب) منظر سطحي لبيضة *Tetrix* ، (ج) قطاع عرضي لبيضة *Musca* (د) منظر سطحي لبيضة *Musca* (هـ) قطاع أفقي لبيضة *Musca* .
(عن هارت ، Harth ، عام ١٩٦٢ ، هنتون Hinton عام ١٩٦٠ - ١)

في بيض الحشرات التابعة لفوق فصيلة Cimicoidea لا يوجد نقيير حيث يتم الإخصاب أثناء وجود البيض بالبيض . وفي *Pentatomorpha* يخرج نتوء من قشرة البيضة يعمل الروائد البقرية التي تكون في جنس *Oncopeltus* على هيئة كأس محمول على سويقة (شكل ١٠ - ١١ ، ب) وتغر قناة النقيير بوسط الزوائد إلى الكوريون ويحيط بها شبكة مفتوحة من الكوريونين تحجز فجوات هوائية ، وقد يوجد من ٢٠٠ إلى عدة مئات من هذه الزوائد يختلف عددها باختلاف النوع .

١٠ - ٢ - ٢ التنفس في البيضة

في بيض معظم الحشرات يتم بعض تبادل الغازات من خلال الكوريون ، ولكن معدل انتشار الأكسجين خلال هذه الطبقة غير كاف لتوفير طلبات الجنين النامي . وبالتالي تمتلئ الطبقة الداخلية للكوريون في معظم بيض

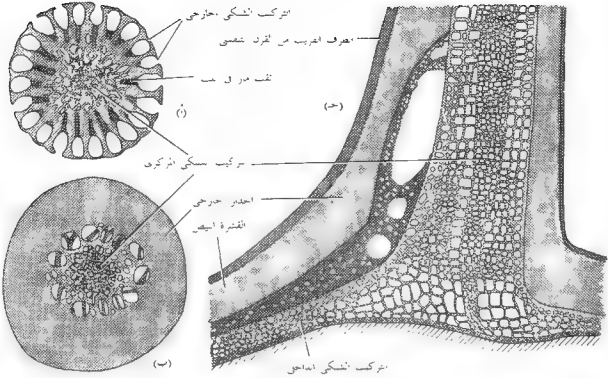


شكل (١٠ - ١١) : (أ) و (ب) بيض جنس *Oncopeltus* بعده كاملة ولطاع طول في زائدة الشعر . (عن سوث وود . Southwood عام ١٩٥٦) . (ج) و (د) بيض جنس *Locusta* الطرف الخلفي من البيضة ولطاع طول ما في الكوربيون بطول قناة الشعر . (عن رنورول . Renwal عام ١٩٥٤) .

الحشرات بسلسلة من الفجوات المملوءة بالهواء تتصل بالهواء الخارجي عبر عدد من المنافذ الهوائية *aeropyles* . و هذه المنافذ الهوائية قد تنتشر بصورة عامة كما في بيض *Musca* أو تكون محصورة في مساحة معينة كما في *Calliphora* حيث تنتشر فقط بين خطوط الفقس .

في *Rhodnius* تنحصر هذه الفجوات أسفل غطاء البيضة مباشرة . وفي حالات أخرى تمتد التجاويف بطبقة الكوربيون الداخلية وتصل إلى السطح الخارجي لتسهيل تبادل الغازات . فمثلا توجد ثقب صغيرة على سطح بيضة *Carausius* وبها تكون شبكة الكوربيون الداخلي مكشوفة . تقوم القرون التنفسية *respiratory horn* لبعض حشرات ثنائية الأجنحة وفصيلته *Nepidae* بنفس الغرض من توصيل طبقة الهواء الداخلية بالهواء الجوي الخارجي ، وفي نفس الوقت تحدد المساحة التي عن طريقها قد يحدث فقد للماء (شكل ١٠ - ١٢) . أما في بيض *Leptohylemyia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فطبقة الكوربيون الوسطى عبارة عن شبكة دقيقة تسمح بمرور الهواء لطبقة الكوربيون الداخلية على جميع أسطح البيضة .

وفي هذه الحالة يكون كوربيون البيضة خال من وسيلة لمقاومة مرور الماء (هنتون ، Hinton عام ١٩٦٢ - أ) . إذا في الحالات السابقة توجد طبقة هواء بالكوربيون الداخلي تحيط بالبيضة الناضجة وعلى إتصال بالهواء



شكل (١٠ - ١٢) : تركيب القرن التنفسي في *Nepa* (أ) تقاطع عرضي في الطرف البعيد . (ب) تقاطع عرضي في الطرف القريب (ج) تقاطع طولي في قاعدة القرن التنفسي موضحاً اتصاله بالكوريون (عن هنتون Hinton عام ١٩٦٦ - ب) .

الخارجي . وهذه الطبقة قد تكون على اتصال بالبويضة الناضجة عبر ثقب بالسطح الداخلي للكوريون ، ولكن و بعض الأجناس مثال *Calliphora* يكون هذا السطح عبر ثقب . يتتركب الكوريون نفسه من تشابه ليفي ذو فواصل ٢٠ - ٥٠ μ بحيث يمر الأكسجين من خلال هذه الأسطح .

من دراسة (ويجلسورث ، بيمنت Wigglesworth & Beament عام ١٩٥٠) . على تنفس بيص *Carousius* و *Rhodnius* وأجناس أخرى ، استنتجا ان فجوات الكوريون كانت ممتلئة بمادة ولا تحتوي على هواء . وأن اهواء يصل إلى الجنين عبر طبقة البروتين المغطاة بالكوريون . ومن ناحية أخرى تشير أبحاث هنتون Hinton عام ١٩٦٠ - أ ، (ويجلسون ، ساليتر Wigglesworth & Salpeter عام ١٩٦٢ - ب أنه على الأقل في *Calliphora* تملأ فجوات الكوريون باهواء ومن المعقول تطبيق هذا على أجناس أخرى .

وتوجد وسائل خاصة لتنفس البيض بداخل كيس البيض الذي تضعه المراهير . ففي *Blattella* توجد فجوات أعلى كل بيضة بالحافة العلوية لكيس البيض وهذه الفجوات تتصل باهواء الخارجي عن طريق قنوات دقيقة

تصل بنقطة معينة بقمة كل بيضة ، يتميز الكوريون بالتركيب الشبكي المفتوح وبالتالي تكون لكل بيضة وسيلة الإتصال بالهواء الخارجى (ويجلسورث ، يمنت Wigglesworth & Beament عام ١٩٤٣ - ب) .

يبض بعض الحشرات الأرضية يتم وضعه بالتربة ويكون معرضاً للغمر بالماء . وبعض البيض يستطيع مقاومة ذلك نتيجة أن الكوريون به يمتاز بمقاومته للبال حيث يحتفظ بخلاف من الهواء حول البيضة ، وعن طريقه يتم انتشار الغاز من الماء المحيط به . أى أن الكوريون يعمل كدرع واق أو بلاسترون Plastron . وتحدد درجة الوقاية على المساحة المتوفرة لتبادل الغازات أى على مدى السطح البينى للماء/ هواء . وفى بيض حشرات حرشفية الأجنحة ومعظم بيض رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة وكذلك *Rhodinus* يكون السطح البينى للماء/ هواء صغير غير ذى شأن ، ويستطيع البيض أن يقاوم تأثير الغمر بالماء لكونه ذو مقدرة كبيرة على تحمل انخفاض معدل العمليات الحيوية به .

فى *Ocypus* يكون البلاسترون أكثر تأثيراً ولكنه لا يصل للدرجة التى تسمح باستمرار النمو ، ولكن فى *Calliphora* حيث يوجد البلاسترون بين خطوط الفقس وفى *Musca* حيث يلف البيض كلها ، يستمر النمو الحينى إذا كان الماء المغمر به البيض مشبع بالأكسجين . كذلك القرن التنفسى فى بيض كثير من حشرات رتبة ثنائية الأجنحة وفصيلة *Nepidae* وسيلة لحمايته من الغمر بالماء حيث أن القرون التنفسية تظهر فوق سطح الماء .

ويكون التوتر السطحي للماء الملوث بأحماض عضوية أو عناصر أخرى أقل من توتر الماء النقى ، وعليه يسهل بلل البلاسترون وبالتالي يزول تأثيره الذى يتناسب عكسياً مع التوتر السطحي . إذاً فالبلاسترون يبيض الحشرات الذى يتم وضعه فى مواد عضوية مغمورة بالماء يحتاج إلى أن ترتفع فيه درجة مقاومة البلل إذا كان سيستمر فى وظيفته بالرغم من التوتر السطحي المنخفض . كذلك لابد أن يتحمل البلل بقطرات المطر التى تسبب ضغطاً مؤقتاً يقترب من نصف جوى . والبيض الموضوع بالروث يستطيع أن يتحمل الغمر بالماء النقى أكثر من بيض بعض الحشرات المائية . (هنتون Hinton عام ١٩٦٥ - أ ، ١٩٦٢ - ب) .

والبيض الذى يوضع بالماء يحصل على الأكسجين المذاب فى الماء كما فى حالة الرعاشات .

١٠ - ٢ - ٣ تنظيم المحتوى المائى

فقد الماء : ليس للكوريون فى معظم الحشرات القدرة على الصمود ضد الماء ، وبعد وضع البيض يمتنع فقد الماء منه نتيجة وجود طبقة شمعية بداخل الكوريون وهى التى يتم إفرازها بواسطة البويضة أثناء التبريض . فى *Rhodnius* تستمر هذه الطبقة فوق النقر وتسد بواسطة الغشاء المحي . للشمع اختصاصه كطبقة منفردة وترتفع درجة الحرارة الحرجة به عن الدرجة التى تتفكك فيها هذه الطبقة المنفردة فتؤدى إلى حلة فقد الماء (يمنت Beamont عام ١٩٤٣ - ب) . والدرجة الحرجة لبيض *Rhodinus* تصل إلى ٤٢,٥° م وليبض *Lucilia* (رتبة ثنائية الأجنحة) و *Locustana* (رتبة مستقيمة الأجنحة) تصل ٣٨° م و ٥٥ - ٥٨° م على التوالي . وعلى درجات أقل من هذه الدرجة فإن فقد الماء من بيض *Rhodnius* جدير بالإهمال حتى فى الجو الجاف ، ولكن جميع بيض الحشرات ليست له خاصية الصمود ضد فقد الماء ، فمثلاً ينمو بيض *Musca* فقط فى الأماكن ذات

الرطوبة المرتفعة جداً بدليل أن في ظروف ٨٠٪ رطوبة نسبية فإن ١٥٪ فقط من البيض يبقى حياً ويستمر إلى الفقس .

قد تفرز طبقة شمع ثانوية بالجلد المصل في بيض بعض الحشرات كما في *Rhodnius* والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة .

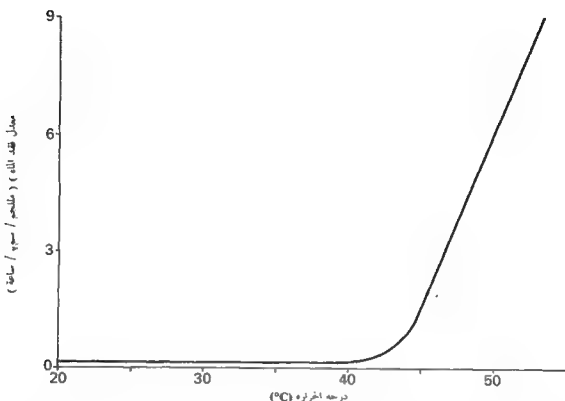
في *Melanoplus* و *Locustana* توجد طبقة شمع ثانوية بين الجلد المصل وبين الشبكة الليقية . وفي حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة تحمل طبقة الشمع الثانوية محل الطبقة التي بداخل الكوريون حيث أنها غالباً ما تتفكك بعد عدة أيام نتيجة للزيادة في حجم البيضة . وينخفض معدل البخر من بيض *Locustana* تحت درجة حراره ٣٥° م و ٦٠٪ رطوبة نسبية من ٠,٣٥ - ٠,٥٤ مجم/بيضة/ ٢٤ ساعة في البيض حديث الوضع عندما توجد طبقة الشمع الأولية فقط ، وإلى ٠,١١ - ٠,٣٦ مجم/بيضة/ ٢٤ ساعة بعد خمسة أيام من وضع البيضة وذلك عندما تكتمل به تكوين طبقة الجلد المصل وطبقة الشمع الثانوية حول محيط البيض فيما عدا منطقة المهاد المائي *hydropyles* . وعند تغليف هذه المساحة ينخفض معدل البخر إلى ٠,٣ - ٠,٤ مجم/بيضة/ ٢٤ ساعة (ماتى Matthee عام ١٩٥١) .

وبيض *Aedes* يكون أيضاً غير صامد للماء إلى أن يتم تكوين الخلد المصل الذي غالباً ما يضم طبقة من الشمع . ويعتقد (ماك فارلان Mc Farlane عام ١٩٦١) . أن الخلد المصل يتميز بصفة النعادية المستقطبية حيث أنه يسمح بامتصاص الماء ولكن يمنع فقدته من البيضة .

ويعتقد أحياناً أن الكوريون نفسه يوفر بعض المقاومة للجفاف . فمثلاً في *Aedes* تكون طبقة الكوريون الداخلية التي تقاوم الجفاف أسمك وأدكن عن مثيلها الغير مقاومة في بيض *Culex* . وفي بعض الضافات الاستوائية مثل *Tropidops* التي تقاوم وتبقى حية في موسم الجفاف وهي في طور البيضة وحد أن طبقة الكوريون - سمكة ومتينة . كذلك يكون الكوريون سميكاً ويقل عدد القرون التنفسية في بيض أحاس *Heteropterans* التي يتم وضعها في الأماكن المعرضة للجفاف (سوث وود Southwood عام ١٩٥٦) .

تحت الظروف الطبيعية يكون فقد الماء عادة محصور في البيئة الدقيقة التي تختارها الأنثى كمكان لوضع بيضها . وبالتالي فكمية من البيض يتم وضعه في الشقوق بالتربة أو خفاء الشجر حيث يقل المتح ، أو بداخل الأنسجة النباتية أو الحيوانية أو كنتيجة للبيئة الرطبة التي بها يعدم فقد الماء أو يفقد بسبب قليلة . كذلك قد توفر الحشرة أحياناً بيئة دقيقة للبيض عن طريق وضعه داخل كيس بيض كما في الصراصير وفرس البنى . وفي هذه الحالة وبالرغم من غياب طبقة الشمع الصامد للماء يتحدد حركة افراء حول البيض .

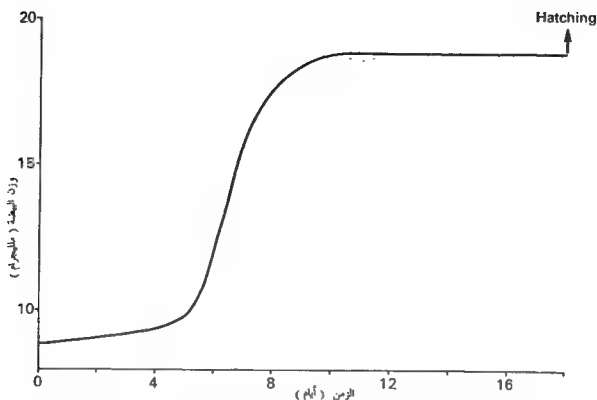
وفي فصيلة *Acrididae* يمكن حماية البيض من الجفاف لدرجة معينة نتيجة وضعه على مساه أسفل سطح التربة . وبالإضافة إلى ذلك ففي بعض الأجاس الاستوائية التي تتحمل الموسم الجاف بوضور انيصة تغلف كتلة البيض بطبقة صلبة متينة من مادة رغوية كما في *Cataloipus* أو يكون لديها أعضاء دائس أعلى السداد كما في *Acrida* .



شكل (١٠ - ١٣) : رسم يأتى مبينا علاقة فقد الماء من بيض *Rhodnius* في ظروف جوية جافة (عن بيمت Benment سنة ١٩٤٩ ب) .

إمتصاص الماء : في *Rhodnius* وفي كثير من حشرات رتبة نصفية الأجنحة وحرشفية الأجنحة والتي غالبا ما تضع بيضها في الأماكن المفتوحة الجافة ينمو البيض بدون امتصاص ماء ، ولكن بيض العديد من اجناس الحشرات يمتص الماء من البيئة في مراحل نموه ، كما يحدث في بيض الحشرات الأرضية والمائية ، مثال : *Phyllopertha* و *Dytiscus* (رتبة غمدية الأجنحة) و *Nepa* ، *Nofostira* (رتبة نصفية الأجنحة) ، *Culex* (رتبة ثنائية الأجنحة) والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة وينتج عن ذلك زيادة كبيرة في حجم ووزن البيضة (شكل ١٠ - ١٤) .

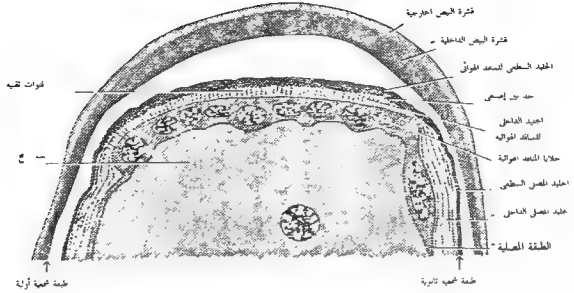
وفي بعض الأجناس كما في *Gyrllus* ، *Notostira* (رتبة مستقيمة الأجنحة) يتم امتصاص الماء من على سطح البيضة كله ، ولكنه على الأقل في فصيلة *Acrididae* يوجد تركيب خاص يُسمى بالمنفذ المائي *hydropyle* يكون مسئولاً عن امتصاص الماء ، وهذا يتربك من منطقة سمكية من طبقة الجليد السطحي المصلى تعلو طبقة الجليد الداخلي التي تكون دقيقة بتلك المنطقة (شكل ١٠ - ١٥) ، كما تزداد درجة التلامس بين الطبقتين نتيجة زيادة الزوائد الاصبعية بينهما . ولكن توجد قنوات من خيوط شمعية بتلك المنطقة ولم تشاهد بمناطق أخرى بالجليد المصلى . ويعتقد أنه يحصل على الماء بواسطة المادة النفاذة بخارج المنافذ المائية ويتعلق عند السطح البيني مع الجليد الداخلي الذي يكون غشاء شبه نفاذ .



شكل (١٠ - ١٤) : رسم بياني موضحا التغير في وزن بيض الجراد من جنس *Schistocerca* وذلك عن امتصاصه الماء أثناء مراحل نموه .
(عن هانتر - جونز Hunter-Jones عام ١٩٦٤)

ويعتقد سليفر ، سيخون Slifer & Sekhon عام ١٩٦٣) . أن امتصاص الماء يرجع إلى الخاصية الأسموزية في *Phyllopertha* و *Notostira* . وشهد نوع من المنافذ الهوائية في بيض *Nepa* ، ولكن لا يوجد مثل هذا التركيب في بيض *Deraeocoris* (رتبة نصفية الأجنحة) . وفي هذه الحالة يتم إمتصاص الماء من الطرف الخلفي للبيضة الذي يتغمد في النسيج النباتي أو من الطرف الأمامي الناقئ (هارتلي ، Hartley عام ١٩٦٥) .

عادة يتم امتصاص الماء في مرحلة نمو محددة ، فيعد وضع البيض مباشرة لا يحدث إمتصاص للماء يلبها فترة امتصاص سريعة ثم فترة أخرى لا يحدث فيها زيادة في المحتوى المائي (شكل ١٠ - ١٤) . وعلى الأقل في صراصير الغيط يستمر نفاذية الكوريون والطبقة المصلية ويحدث تبادل منتظم للماء بين البيئة الداخلية والخارجية (براوننج ، فورست Browning & Forest عام ١٩٦٠) . هناك حدود لكمية الماء التي تأخذ ، حسب الدرجة التي تُسمح بها امتداد الكوريون والمصلية ، ويعتقد أنه في فترات زيادة المحتوى المائي يطرأ تغيرات بالكوريون تجعله أكثر قابلية للمد (براوننج ، Browning عام ١٩٧٦) ..



شكل (١٠ - ١٥) : قطاع في الطرف الخلفي لبيض *Locusta* موضحاً القفص المائي (من رونوال Reonwal عام ١٩٥٤).

يعتقد (مالك فارلان McFarlane عام ١٩٦٦) . أن إمتصاص الماء يمنع مبدئياً بواسطة الجلد الداخلي . ثم تتفكك هذه الطبقة ويدخل الماء بسهولة إلى أن يمنع ثانياً بواسطة دبغ بعض أجزاء الطبقة المصلية . ويُعتقد أن بيض *Nostosfira* (رتبة نصفية الأجنحة) لا يبدأ في إمتصاص الماء إلا بعد إنتاج مواد نشطة اسموزيا بداخل البيضة . أما في بيض *Phyllopertha* فيتوقف إمتصاص الماء بحلول تعديلات للكوريون التي تجعله صامداً للماء .

وزيادة حجم البيض التي تصاحب إمتصاص الماء تؤدي إلى تشقق الكوريون في *Dytiscus* وفي *Acrididae* ، ولكن في *Nepa* و *Ocybus* يحدث تمدد للقشرة دون أن تشقق . وفي بيض *Tetrix* يصاحب الزيادة في الحجم تمدد جزئي في القرن الأمامي للكوريون .

الفصل الحادى عشر

علم الجنين

EMBRYOLOGY

يتم إخصاب البيضة أثناء مرورها فى قناة المبيض فى طريقها إلى خارج الجسم . وبدخول الحيوان المنوى يستهل نضج البويضة وتبدأ مراحل النمو اللاحقة . وتنقسم نواة الزيجوت Zygote nucleus إلى أنوية بنوية daughter nuclei تهاجر إلى محيط الخارجى للبيضة لتكوين طبقة من الخلايا حول المح . ويزداد جزء من هذه الطبقة فى السمك ليكون الشريط الذى منه ينشأ الجنين ثم الطور الكرى gastrula التى ينتج منها طبقة ثانية من خلايا داخل الشريط . وتتفاوت تفاصيل خطوات تكوين الطور الكرى وهى عملية غير قابلة للمقارنة بتكوين الطور الكرى فى حيوانات أخرى . يتم فصل الجنين من سطح البيضة بواسطة أغشية غير جنينية تتحلل وتختفى عند تحرك الجنين داخل المح . وتؤدى هذه الحركات إلى وضع الجنين فى الوضع النهائى فى المح ويغلف بداخل غلاف الجسم .

ويكون الإكتودرم أو الطبقة الجنينية الخارجية ectoderm غلاف الجسم وينغمد لتكوين الجهاز القصى والمعى الأمامى والمعى الخلفى . كذلك ينشأ الجهاز العصبى وأعضاء الحس من الطبقة الجنينية الخارجية . الميزودرم أو الطبقة الجنينية الوسطى mesoderm قد تكون فى البداية أكياس سيلومية Coelomic sacs ولكن هذه تفكك لتكون العضلات والجهاز الدورى والتناسل . الخلايا الجرثومية التى تنشأ منها فيما بعد الخلايا الجنسية يتم تميزها فى مرحلة مبكرة من النمو الجنينى ، وأحيانا يتم بعد عدد قليل من الانقسامات النووية . ويم تكوين المعى الأوسط بنمو مركزين أحدهما أمامى والآخر خلفى . وتصاحب التغيرات المورفولوجية تغيرات فيسيولوجية .

ويتحكم فى مراحل النمو الأولى للبيضة عدة مراكز تمارس تأثيرها على الجنين وفى مرحلة تالية تظهر مراكز التعقيل ولبعض الأعضاء تأثير محلى نمو غيرها . وفى المراحل الأخيرة قد يوجد تحكم هرمونى إجمالى .

١١ - ١ الإخصاب Fertilization

تنشط الحيوانات المنوية بداخل القابلة المنوية وتحلل الأربطة المنوية Spermatodesms التى كانت إلى ذلك الحين تجمعهم . وتستطيع الحيوانات المنوية أن تبقى حية بداخل القابلة المنوية لعدة أشهر أو عدة سنين كما فى حالة ملكات النحل وبالتالى خلال هذه الفترات تحتاج إلى بعض العناصر المغذية وقد يحصل على هذه العناصر من السائل المنوى الذكري أو من تحلل الخلايا المكونة للكبسولة الخصوية ولكن غالباً فى معظم الحالات يتحصل على العناصر غذائية إضافية من غدد القابلة المنوية . ولا يتم الإخصاب إلا عندما يكون البيض جاهزاً للوضع وأثناء مرور كل

بيضة بقناة المبيض تخرج بعض الحيوانات المنوية من القابلة المنوية . وكيفية حدوث هذا غير واضح تماماً ولو أنه في العديد من الحشرات التي يوجد بقاتلها المنوية عضلات قابضة قد يتم طرد بعض الحيوانات المنوية عند انقباض هذه العضلات وفي إحيان أخرى تحدث نبضات مفاجئة نتيجة لانقباض عضلات الجسم تزيد من ضغط الهيموليمف مما يؤدي إلى خروج الحيوانات المنوية .

ويعتقد أنه في حالة *Mormoniella* تنشط الحيوانات المنوية بالقابلة المنوية وتصبح خارجة منها بتغير الأس الإندروجيني (pH) نتيجة إفراز يأتي من غده القابلة المنوية (كينج King سنة ١٩٦٢) . وفي رتبة غشائية الأجنحة يتم خروج الحيوانات المنوية من القابلة المنوية بعملية منظمة حيث أن البيض المخصب يخرج منه الإناث والبيض غير مخصب يعطى ذكوراً .

ويسهل اتجاه البيضة بقناة المبيض دخول الحيوان المنوى فمثلا في ذباب دروسفيلا يتم توجيه النقر الوحيد بالبيضة مقابل فتحة المستقبلية البطنية لقناة المبيض المحتربه على الحيوانات المنوية . وتحدث عمليات مشابهة في الحشرات الأخرى .

وفي *Periplaneta* يُسبح الحيوان المنوى عند وصوله إلى البيضة في طريق منحني في اتجاه سطح البيضة وهذا يؤدي به إلى داخل النقر القمعي الشكل . ويتعلق الدخول النهائي بداخل البيضة غالبا بالجذب كيميائي . وفي معظم الأحيان يخترق البيضة الواحدة أكثر من حيوان منوى ولكن واحد منها فقط هو الذي يتنجح في إخصابها وتحلل الحيوانات المنوية الأخرى ولكن في ذباب دروسفيلا يخترق البيضة حيوان منوى واحد فقط (Hildreth and Luchesi, 1963) .

وفي القليل من الحشرات يتم الإخصاب والبيضة ما زالت بالمبيض ، كما في الحشرات التابعة لفوق فصيلة Cimicoidea التي يحدث بها الإخصاب داخل التحوييف الدموي .

١١ - ٢ نضج البويضات Maturation of the oocytes

في معظم الحشرات يستهل الإنقسام الإختزالي للبويضة بدخول الحيوان المنوى في النقر ، ويهاجر الحيوان المنوى بعد دخوله البيضة إلى منتصفها وينحل إلى حويصلة نووية Vesicular nucleus خلال تلك الفترة تنقسم البويضة أول إنقسام إختزالي لها في حين ان الإنقسام الثاني لا يكتمل إلا بعد مرور حوالي خمس دقائق من وضع البيضة . وبعد عدة دقائق تلتحم المغازل الإنقسامية للنواة الأولية الذكورية والأنثوية ويحدث الإنقسام الغير مباشر الأول وتلتحم الأنوية القطبية الناتجة من الإنقسامات الإختزالية للبويضة مع بعضها وتحلل تدريجيا (Fahmy, 1952) .

١١ - ٣ التفجج (الإنشطار) وتكون الأدمة الجرثومية (البلاستودرم)

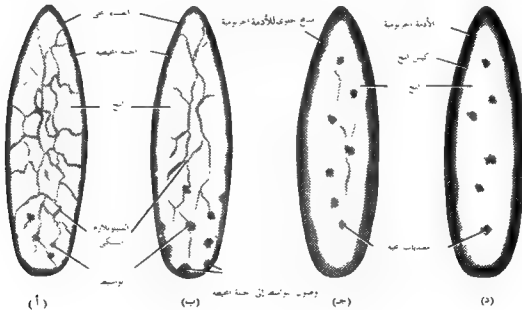
Cleavage and formation of the blastoderm

١١ - ٣ - ١ التفجج والأدمة الجرثومية

بعد وضع البيضة تبدأ نواة زيجوت بيض الحشرات في الإنقسام . وفي جنس *Dacus* (رتبة ثنائية الأجنحة)

يحدث الإنقسام الأول في حدود ٣٠ دقيقة من تكوين الزيجوت . ولا يصاحب الانقسامات النووية انقسامات خلوية ولكن كل نواة بنوية daughter nuclei تحاط بهالة من السيتوبلازم مكونة وحدة تُسمى نواشط energids . ويتم انقسامات الأنوية البنيوية حتى الإنقسام الثامن بترتيب تزامنى ومما قد يساعد على هذا الترتيب إنها متواصلة سيتوبلازميا وخلال مرحلة الإنقسامات يزداد سيتوبلازم النواشط على حساب السيتوبلازم الشبكي .

وتتباعد النواشط أثناء إنقسامها (شكل ١١ - أ) ثم ترتب في طبقة بداخل المح محددة كتلة مستديرة أو مستطيلة من المح . وتتناسب هذه الطبقة مع شكل البيضة وفي بعض الحشرات ذات التحول النصفى hemimetabolous تأخذ الأنوية في تلك الفترة وضعا سطحيا عن وضعها في الحشرات ذات التحول التام holometabolous وقد يكون ذلك مرتبطا بكمية السيتوبلازم فيبيض معظم الحشرات ذات التحول النصفى به كمية قليلة من السيتوبلازم والجلبة المحيطة أو طبقة البروتوبلازم المحيطية periplasm به رقيقة ، في حين أن يبيض الحشرات ذات التحول التام يكون به كميات أكبر من السيتوبلازم والجلبة المحيطة سميكة .



شكل (١١ - ١) : مراحل تكوين الأدمة الجلدية .

وتستمر هجرة النواشط إلى أن تصل وتدخل الجلبة المحيطية (شكل ١١ - ب) ولكن درجة الدخول في هذه الطبقة يختلف فمثلا يكون بالطرف السفلى للبيضة في *Locusta* ولكن قرينة من استواء البيضة في *Panorpa* . وفي الحشرات الراقية من رتبة ثنائية الأجنحة يتم وصول النواشط إلى الجلبة المحيطية بتوافق زمنى ولكن قد يختلف التوقيت في حشرات أخرى .

وميكانيكية حركة النواشط إلى الجلبة المحيطية غير مفهوم بالضبط . فمثلا في *Calliphora* يقود السنتريول (أو الوكنة) دائما أثناء الحركة وبعد الإنقسام كل نواة تلتف بحيث أن السنتريول يتخذ مكانا قياديا مره أخرى .

ولذلك يعتقد أن النواة تتحكم في الحركة بوسيلة ما ، ولكن في أجناس أخرى مثال *Pieris* فوجد خيوط سيتوبلازمية تسيق النواشط إلى الجبله المحيطية .

وتتحم الجبله المحيطية عادة بعد الإنقسام التشقى الثامن ويستمر الإنقسام النووى بها ، ولكن غالبا لا يستمر وفقا لتوافق زمنى . ولكن في جنس *Dacus* يستمر التوافق الزمنى للإنقسام ، أما في *Calandra* ، *Apis* ، *Calliphora* فمر موجات من الإنقسامات الغير مباشرة بطول البيضة من طرف إلى آخر . وتنتشر الأنوية حول المحيط الخارجى للبيضة (شكل ١١ - ١ ج) وفى نفس الوقت ، على الأقل في حشرات رتبة ثنائيه الأجنحة ، يزداد سمك الجبله المحيطيه نتيجة لإضافة سيتوبلازم من الشبكية التى تصبح حيثذ ذات فجوات .

في *Drosophila* ينشأ من غشاء البلازما ثنائيا تمتد بين الأنوية المتجاورة الموجودة بالجبله المحيطية وتتسحب بعد كل إنقسام نووى . ولكن في النهاية تمتد الثنائيا إلى ما بعد الأنوية وتتصل معا من الجهة الداخلية بحيث أن كتلة المح الغير مقسمة تصبح محاطة بطبقة من الخلايا التى تسمى بالأدمة الجرثومية أو البلاستودرم (blastoderm) . (شكل ١١ - ١ د) وفيها تتصل الخلايا المتجاورة بواسطة الأجسام الرابطة *demosomes* (ما هووالت Mahowald عام ١٩٦٣ - ب) . وأثناء تكوين الجدر الخلوية تزداد حجم الأنوية وتظهر النويات بها لأول مرة وفى بادى الأمر توجد الأنوية بجوار الجدار الخارجى للخلايا ولكن تتحرك للدخل فيما بعد ، ويحل مكانها السابق أغشية محبة وغير محبة ، وأجسام شريطية وأجسام سميحة (ما هووالت Mahowald عام ١٩٦٣ - أ) .

في *Dacus* و *Drosophila* يعزل الجدار الداخلى لخلايا الأدمة الجرثومية طبقة داخلية غير مقسمة من السيتوبلازم وتسمى هذه الطبقة العديمية الأنوية بكيس المح *yolk sac* (شكل ١١ - ١ د) . ولكن فيما بعد تصبح هذه الطبقة ذات أنوية نتيجة لإحتحام بعض مختذبات محيه *Vitellophages* ولكن في النهاية نهضم مع المح بالمعى الأوسط .

ويعرف هذا النوع من التفلع الذى تنقسم فيه فقط طبقة السيتوبلازم المحيطية بالتفلع السطحي *Superficial cleavage* .

وتكون درجه نشاط الإنقسامات الغير مباشرة مرتفع جدا خلال تلك المرحله من النمو ، ولكن المدة اللازمة لإتمام دورة الإنقسام الغير مباشر تكون طويلة في المجاميع البدائية مثال رتبة مستقيمة الأجنحة التى قد تأخذ عدة ساعات بالمقارنة بالحشرات في المجاميع المتقدمة مثال رتبتي حرشفية وثنائية الأجنحة . ففي حرشفية الأجنحة تم دورة كاملة للإنقسام الغير مباشر في أقل من ساعه في حين أنه في *Drosophila* (رتبة ثنائية الأجنحة) تم النوره في عشر دقائق تحت درجه حرارة ٢٥ م . وهذا الإنقسام السريع يتطلب مضاعفات سريعة للمادة الكروماتينية التى توفرها الكميات الكبيرة من DNA التى تخزن بالسيتوبلازم أثناء فترة تكوين البيض . وفى ذهاب دروسفيلا ولو أن المضاعفات النوويه في الثلاث عشر ساعه الأولى من النمو تزيد عن الألف مع زيادة مقابلة في DNA النووى ، إلا أن إجمالى DNA بالبيضة يزداد إلى خمسة أضعاف فقط . ومن المرجح أن DNA بالسيتوبلازم يتفكك إلى حد معين قبل إدماجه بالنواة .

١١ - ٣ - ٢ مغذيات محية

أحيانا في كثير من الحشرات تهاجر بعض النواشط فقط إلى المحيط الخارجي للبيضة لتكون الأدمة الجرثومية ويبقى البعض الآخر في المح ليكون خلايا محية *yolk cells* أو مغذيات محية *Vitelophages*. فمثلا في جنس *Dacus* يستمر وجود حوالي ٣٨ فقط من مجموع ١٢٨ نواشط في المح لتكون مغذيات محية أولية ويزداد عددهم إلى ٣٠٠ نتيجة إنقسامات متتالية. عادة تبدأ المغذيات المحية في الانفصال بعد الإنقسام السادس أو السابع وتغيز بكمية حجم النواة التي تزداد نتيجة لانقسامات غير مباشرة داخلية للكرنوسومات. وفي بعض مجاميع الحشرات ومن ضمنها حشرات ثنائية الأجنحة ينعكس هجرة خلايا الأدمة الجرثومية لتكون مغذيات محية ثانوية بالمح. وهناك بعض الأدلة تشير إلى أن المغذيات المحية تنشأ من بعض الخلايا القلبية. وفي جنس *Dacus* تنشأ مغذيات محية ثالثة من الجزء الأمامي لطلائح الأمعاء الوسطى.

وتقوم المغذيات المحية بعدة وظائف، فتكون مرتبطة بعملية تفكيك وتحليل المح خلال مراحل التطور المختلفة واثناء إحتضان المبي للمح وتشارك في تركيب جزء من النسيج الطلائع للمبي الأوسط. كذلك تشارك في تكوين سيتوبلازم جديد ومسؤولة عن إتقباضات المح بإنتاج شتى التيسيل الموضوعي اللازم لذلك.

وفي بيض حشرات رتب مستقيمة وحشرافية وغمدية الأجنحة قد يحدث أن المح ينقسم مؤقتا بواسطة أغشية خلوية إلى كتل كبيرة أو كريات بها واحدة أو أكثر من المغذيات المحية. وهذه الكريات تكون في بادئ الأمر قريبة من الجنين وأسفل الطبقة المصلية ثم تنتشر في المح.

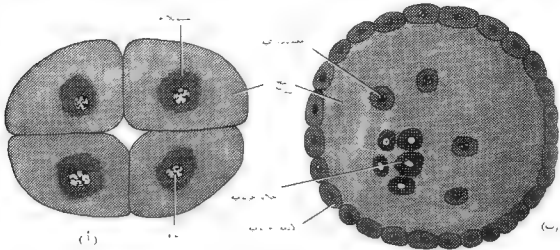
١١ - ٣ - ٣ أنواع أخرى من التفلج

القليل من بيض الحشرات لا يحدث به التفلج السطحي المنتشر في بيض معظم الحشرات، والنظام السطحي يتميز به البيض المحتوى على كميات وفيرة من المح، ولكن في الأجناس التي يقل بها المح يحدث فيها نوع آخر من التفلج. فمثلا بيض كولمبول *Collembola* يكون به كمية قليلة من المح ويتهى من التفلج المبكر وينتج عنه خلايا بها كتلة من المح وفي منتصفها جزيرة سيتوبلازمية محتوية على نواة (شكل ١١ - ٢ هـ). وفي جنس *Isotoma* يكون التفلج متساو وبالتالي ينتج منه خلايا متساوية في الحجم، في حين أنه في *Hypogastrura* لا يكون التفلج متساو وينتج عنه تكوين أجسام كبيرة وصغيرة ويستمر التفلج الكامل إلى حوالي مرحلة ٦٤ خلية وعندها تهاجر الأنوية بجزيرة من السيتوبلازم إلى الغلاف الخارجي وتنفصل عن المح بواسطة حدود خلوية مكونة بالتالي الأدمة الجرثومية وتكون التفلجات التالية سطحية (شكل ١١ - ٢ ب)، وتبقى بعض الأنوية بالمح مكونة مغذيات محية وتخفى الحدود الأصلية بداخل المح وتبقى كتلة مركزية واحدة. وتحدث بعض الأنواع النادرة من التفلج في بيض الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة.

١١ - ٣ - ٤ العوامل التي تتحكم في التفلج وتكوين الأدمة الجرثومية

يتحكم في بداية التفلج وهجرة الأنوية النبوية مركز التفلج *Cleavage centre* وموضعه في منطقة مستقبل

الرأس وعموما لا يمكن تمييز مركز التفلج مورفولوجيا ولكن يميز بالمنطقة التي منها تتحرك نواة الزيجوت قبل إنقسامها وبالتالي المكان الذي تتقدم منه النواشط . يتنبه مركز التفلج غالبا بدخول الحيوان المنوى داخل البيضة .



شكل (١٩ - ٢) : مرحلة الثانية خلايا في مراحل النمو في بيض *Isotoma* مينا بالإنتشار الكامل . (ب) مرحلة الأدمة الجرثومية في *Isotoma* (عن جوهانسون وبات Johansson and Batt سنة ١٩٤٩) .

وفي معظم الحشرات تتحدد المحاور الأساسية للجنين قبل وضع البيضة ؛ فالطرف الخلفي للبيضة الذي يكون منتجها إلى الأمام أو إلى أعلى عند وجود البيضة بالمبيض يصبح مكان رأس الجنين وكذلك يتوافق السطح الظهري . وهذا التوافق ينتج من وجود عامل توجيه ذي ترابط بالبيضة . ففي دورسفيلا تكون الرأس الجنينية دائماً بطرف البيضة المواجهة للحلالي المغذية . كذلك الخلايا الحويصلية تتميز بدرجات متفاوتة ويكون لها دور في تحديد قطبي البيضة . في دورسفيلا غالبا ما يتحدد المحور الظهري - البطنى بعوامل خارج الحوصلة ، وفي معظم الحشرات تتخذ الحوصلة النووية موضعا في اتجاه الجهة الظهري للبيضة (جيل Gill عام ١٩٦٤) .

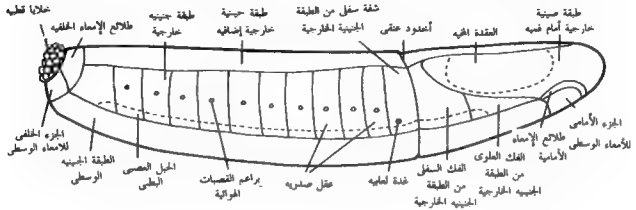
وفي الغالب تحدث تغيرات في السيتوبلازم بين فترة الضج ومرحلة تكوين الأدمة الجرثومية . وفي البداية يبدو أن الجلبة المحيطية تثبط من الإنقسامات التالية للأجسام القطبية ولكن لا يكون لها مثل هذا التأثير المثبط على أنوية الأدمة الجرثومية فيما بعد . بالرغم من هذه التأثيرات وبالإضافة إلى تأثيرات أخرى من السيتوبلازم فتلعب الجينات دورا فعالا في التحكم في التطور منذ مرحلة مبكرة (وادينجتون Waddington, عام ١٩٥٦) .

١١ - ٣ - ٥ • البيض الفسيفسائي والنظامي

في بيض بعض الحشرات من رتب ثنائيه وحرشفيه وغشائيه الأجنحة تتحدد مصير معظم اجزاء البيضة المختلفة قبل وضع البيضة ، ومن الممكن رسم الأماكن الافتراضية في مرحلة مبكرة ، مثل هذه تسمى بيضة فسيفسائية mosaic egg . تشير الدراسات الأولية إلى عدم وجود أى اختلافات ملحوظة في التركيب الدقيق بين المناطق

المختلفة ، ولكن في دورسفيلا هناك إختلافات في درجة نمو أجهزة الأعشية وعدد الأجسام السيمية بخلايا السطح الظهري والبطني للأدمة الجرثومية (ماهووالد Mahowald، عام ١٩٦٣) .

وفي حشرات أخرى لا يتحدد مصير الأعضاء المختلفة إلا بعد مرور فترة من وضع البيض ولذا يسمى بالبيض النظامي Regulation eggs إذ يمكن أن يتكون جنين كامل حتى بعد التجرع ولكن البيض يصبح متعلر التغير بعد تكوين الأدمة الجرثومية بقليل وتحدد المناطق الرئيسية وتثبت قبل المظاهر الثانوية .



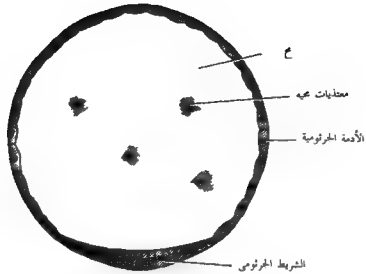
شكل (١١ - ٣) : المسافات الوقية الفصحة في الأدمة الجرثومية في ذباب جنس *Drosophila* (عن أندرسون Anderson سنة ١٩٦٦) .

١١ - ٤ المراحل المبكرة من النمو الجنيني Early and development of the embryo

١١ - ٤ - ١ تكوين الشريط الجرثومي

تتكون الأدمة الجرثومية في معظم بيض الحشرات من غلاف رفيع متجانس يحيط بالمح ، ولكن يزداد مملك هذه الطبقة في منطقة السطح البطني للبيضة نتيجة لزيادة الانقسامات الخلوية به . هذا التخليط يمثل الشريط الجرثومي أو المنتشي germ band الذي سوف ينشأ منه الجنين ، أما باقي الأدمة الجرثومية فتستمر كأنسجة جنينية إضافية extra embryonic tissue . (شكل ١١ - ٤) وأحيانا كما رتبة القمل القارض Mallophaga النحل من وجنس *Apis* تبدأ الأدمة الجرثومية كطبقة مميكة ثم تقل في السمك فيما عدا منطقة الشريط الجرثومي ، في حين أنه في بعض حشرات رتبة حرشفية الأجنحة تتميز الأدمة الجرثومية منذ بداية تكوينها إلى شريط جرثومي وأنسجة جنينية إضافية .

وفي البيض قليل السيتوبلازم قد يكون الشريط الجرثومي على هيئة قرص صغير أو كخط رفيع ، ثم يزداد في الحجم ويتميز إلى جزء عريض وهو منطقة الرأس الأولية Protocephalon وجزء ضيق يمثل منطقة الجزء الأولية Protocorm (شكل ١١ - ١٥) ، في حين أنه في بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة المحتوى على كميات وفيرة من السيتوبلازم تمثل معظم الأدمة الجرثومية في الشريط الجرثومي ولا يوجد إلا القليل فقط من الأنسجة الجنينية الإضافية (شكل ١١ - ٣) .



شكل (١١ - ٤) : رسم توضيحي لقطاع عرضي في بيضة نامة موجهةً للبلوغ البطني المكون للشريط الجرثومي .

وينظم نمو الشريط الجرثومي مركزين في *Platynemis* (رتبة الرعاشات) ؛ فيوجد بالجهة الخلفية للبيضة مركز تنشيط activating centre ويتنبه للنشاط بوصول أنويه التفليج . وهذا ينبه انتاج مادة تنتشر إلى الأمام في البيضة مؤدياً إلى تنشيط مركز التميز differentiation centre بمنطقة الصدر المتوقعة المستقبلية .

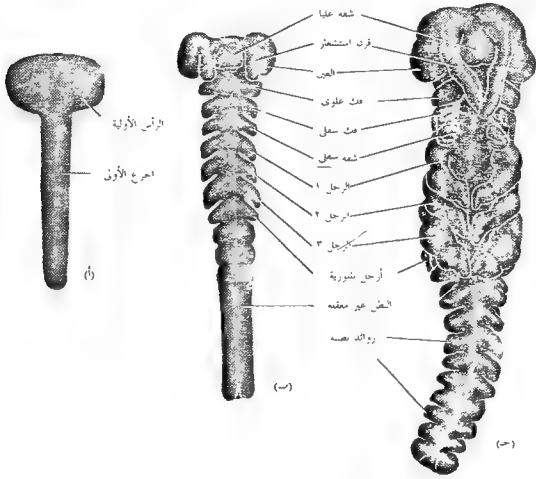
ويتحكم مركز التميز في نمو الشريط الجرثومي عن طريق حدوث انقباضات محلية في المح مؤدياً إلى ظهور فراغات أعلى الأدمة الجرثومية ، وتلك الفراغات ينشأ الشريط الجرثومي السميكة . يلي ذلك عمليات متعاقبة مثل تكوين الطبقة الجنينية الوسطى أو الميزودرم mesoderm . والتعقيل وتكوين أعضاء تبدأ جميعاً من مركز التميز وتنتشر منها للأمام والخلف ويستمر هذا المركز في مهمته إلى أن يتم تعقيل الجنين وفي ذلك الحين يحل مراكز التعقيل Segmental centres محل وظيفة مركز التميز وتكون هذه آخر المراكز الوظيفية أثناء وجود الجنين على هيئة وحدة فردية فعالة .

١١ - ٤ - ٧ تكوين الجسم الكرى

يعتبر تكوين الجسم الكرى أو التبطين gastrulaion الوسيلة التي تنبعج فيها الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الداخلية أو الأندودرم endoderm من الطبقة الجنينية الخارجية أو الأكتودرم . ولاتعد طريقة تكوين الجسم الكرى في الحشرات بمثابة تكوينها في مجاميع الحيوانات الأخرى (جوهانسون ، بت Johannsen and Butt) عام (١٩٤١) . فلا يحدث انبعاج عميق ، ولكن تتكون فقط طبقة خلايا داخلية أسفل الشريط الجرثومي .

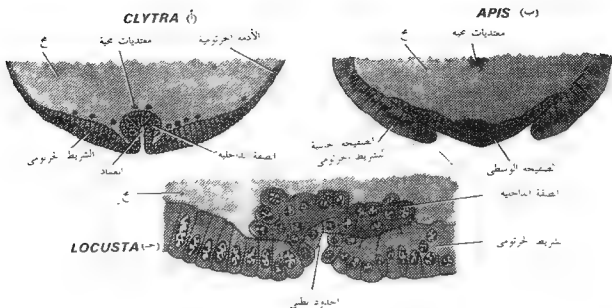
وتختلف الوسيلة التي تتكون بها الطبقة الداخلية في مجاميع الحشرات المختلفة . فمثلاً في *Donacia* (رتبة غمدنية الأجنحة) يظهر إنغماد بطول الخط الوسطى للجنين الذي يلتف لأعلى على هيئة انبوية تنفك فيما بعد إلى طبقه

خلايا داخلية غير منتظمة ، في حين تقفل الطبقة الجنينية الخارجية أسفلها (شكل ١١ - ١٦) . في نحل العسل من جنس *Apis* تنفذ الصفيحة الوسطى أيضا للداخل ولكن بدون أن تلتف ، ثم تمتد الطبقة الجنينية الخارجية للداخل لتغطيها من أطرافها الجانبية (شكل ١١ - ١٦) .



شكل (١١ - ٥) : مراحل نمو جنينه مبركه في جنس *Ornithacis* مينا الجنين بعد إزالة الأغشية المحيطة .

في بيض حشرات مستقيمة الأجنحة تبرز الخلايا من السطح العلوى للشريط الجرثومى إما على السطح الكلى كما في النطاطات أو على امتداد الخط الوسطى ومنها تنتشر لتكون الطبقة الداخلية كما في الجراد من فصيلة *Acrididae* (شكل ١١ - ٦ ج) وفي هذه الحالة يظهر أخدود مؤقت على السطح البطنى الذى قد يمكن تمثيله بالثقب الجرثومى *Blastopore* في حيوانات أخرى . وفي بيض *Isotoma* تنقسم جميع خلايا الأدمة الجرثومية عرضيا لتكون طبقة داخلية على امتداد السطح الداخلى كليا (شكل ١١ - ١٣) . تهاجر خلايا الطبقة الداخلية فيما بعد إلى منطقة الشريط الجرثومى وبالتالي تتركب الأغشية الغير جنينية من طبقة واحدة من الخلايا (جوها نسون ، بت . Johannsen and Butt) علم (١٩٤١) .



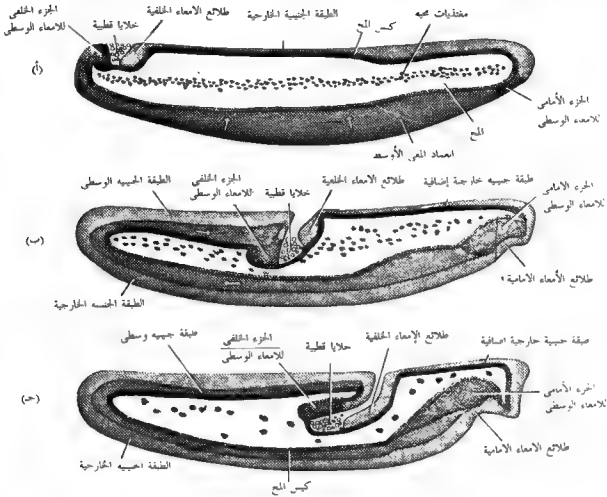
شكل (١١ - ٦) : طرق مختلفة لتكوين الجسم الكرى : (أ) إنغداد في Clytra (رتبة غمدية الأجنحة) (ب) فرط الفو في Apis (رتبة تكامل الحشرات) (ج) تكامل الحشرات في Locusta .

وفي بعض الحشرات من رتبة ثنائية الأجنحة تشبه المرحلة الأخيرة من تكوين الجسم الكرى ظاهرياً مثله في الحيوانات الأخرى حيث تظهر براعم مؤخر المعى الأوسط Posterior midgut rudiment غائرة في المع . تبدأ إنغدادات الطبقة الجنينية الوسطى على طول السطح البطني ولكن امتداد الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الخارجية التي تصل لتغليقها تدفع انغدادات براعم مؤخر المعى الأوسط ومستقبل المعى الخلفي Proctodeum إلى الأمام على السطح الظهري للجنين (شكل ١١ - ٧ أ ، ب) . يحمل إنغداد مستقبل المعى الخلفي براعم مؤخر المعى الأوسط عميقاً بالمع (شكل ١١ - ٧ ج) وتعتمد عناصر الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الداخلية عادة في نفس الوقت ، حيث أن طرفي الطبقة الوسطى تمثل الطبقة الجنينية الداخلية وينشأ منها المعى الأوسط .

وفي أجناس أخرى مثال Tenebrio تنشأ الطبقة الجنينية الداخلية مستقلة وتكون هذه الاختلافات غالباً نتيجة لإختلاف توقيت الفو وتتناسب مع إنغداد مستقبل المعى الأمامي ومستقبل المعى الخلفي (إيثام Eastham) عام ١٩٣٠ .

١٥ - ٤ - ٣ تكوين الأغشية الجنينية

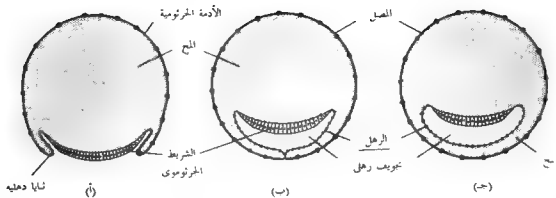
لا يبقى الشريط الجرثومي مكشوحاً على السطح المع لكن يغطي بطبقة أو أكثر من الأغشية الجنينية . فبعد تكوين الشريط الجرثومي بقليل ينشأ من حوافه نيتين رهليتان (شكل ١١ - ١٨) تمتدان تجاه بعضهما بالسطح البطني أسفل الجنين إلى أن تتقابلا وتلتحما معا في الخط الوسطى البطني (شكل ١١ - ٨ ب) وبهذا يقع الجنين على سطح ظهري لتجويف صغير يُسمى بالتجويف الرهلي amniotic cavity الذي يتحدد بشعشع دقيق يعرف بالرهل



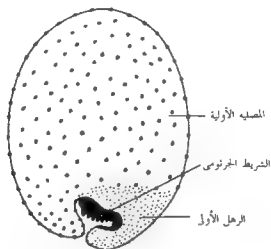
شكل (١١ - ٧): قطاع طولى لـ *Dacus* . (أ) بعد ٨ ساعات من وضع البويضة . (ب) بعد ٩ ساعات من الوضع . (ج) بعد ١٢ ساعة من الوضع . الأسهم تشير إلى حركة الأمعاء الوسطى .

amniون أما الغشاء الباطنى خارج الملح يُعرف بالمصل Serosa وقد يبقى الرجل والمصل على اتصال بمكان التحام الثنايا الجنينية (شكل ١١ - ٨ ج) أو قد ينفصلان تماما ويفور الجنين بداخل الملح وفى هذه الحالة يخرق الملح المساحة بين غشائى الرجل والمصل (شكل ١١ - ٧ ج) .

ولا يحدث إنقسامات خلوية بالمصل ولكن قد تحدث به إنقسامات غير مباشرة داخلية وبالتالى تصبح النواه كبيره الحجم كما فى جنس *Gryllus* (رتبة مستقيضة الأجنحة) حيث تزداد كميته DNA ينمو أربعة أمثاله عنها فى انويه الشريط الجرثومى .



(شكل ١٩ - أ) رسم توضيحي مبدا مراحل تكوين التجويف الرهلي .
(أ) نابا جانبيه تبدأ في النمو فوق الشريط الجرثومي . (ب) نابا جانبيه تتقابل أسفل الشريط الجرثومي . (ج) طبقتي الرهل والمصل متفصلتان ، ويعتمد الجنين في الملح .



(شكل ١٩ - ب) : مرحلة مبكرة في إتمام الشريط الجرثومي في *Machilis* (عن جوهانسون وبات *Johansson and Batt* سنة ١٩٤١) .

وفي حشرات رتبة ذات الذنب الشعري *Thysanura* لا يتفصل الجنين عن التجويف الرهلي ولكن ينشيد بلماخل الملح في حين أن الأغشية الجنينية الإضافية تتميز إلى منطقة خلويه ذات نوايا صغيرة متجاورة للجنين..

ومنطقة خلويه ذات أنويه كبيرة حول باقى البيضة (شكل ١١ - ٩) . ومن التشابه الظاهرى للرهل والمصل تسمى هذه المنطقتين الرهل الأولى Proamnion والمصل الأولى Proserosa .

وفى بيض حشرات تحت رتبة Cyclorrhapha (رتبة ثنائية الأجنحة) يشغل الجنين معظم حيز البيضة منذ بداية تكوينه وفى هذه الحشرات يكون الرهل أترى والمصل غائب .

وفى النطاطات Tettigoniids بعد تمام تكوين الرهل والمصل تتكون أغشية جنينية إضافية نتيجة لزيادة سمك المصلي أعلى رأس الجنين وتعرف بالقميم indusium . وهذه تنغمد فى المصلي وتنفصل فى صوره طبقة داخلية وأخرى خارجيه وتضغط بين طبقة المصل والمخ وتحيط بالبيضة ككل فيما عدا منطقة القطب العلوى لها وتستمر الطبقة الخارجيه للقميم إلى حين فقس البيض وخروج اليرقات أما الطبقة الداخلية فتقوم بدور طبقة المصل كالتى توجد فى الحشرات الأخرى ، وبعد إلتحاماها مع الرهل تتحلل أثناء الحركات الجنينية Blastokinesis ويوجد تركيب مشابه فى جنس Siphanta (رتبة نصفية الأجنحة المتشابه) وكذلك بصوره أقل تطورا فى حشرات أخرى .

وفى بيض الحشرات رتبة مستقيمة الأجنحة تفرز المصلي للخارج جليدا . وفى النطاطات تتكون طبقة ثانية من إفراز غشاء القميم الداخلى .

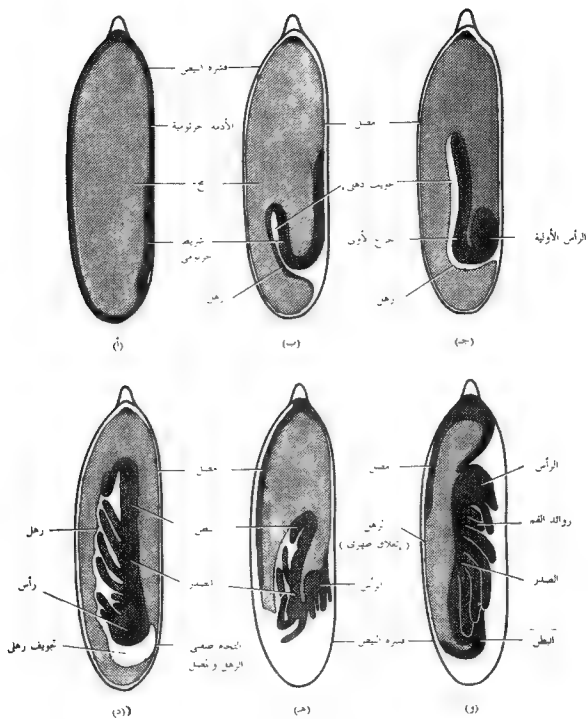
فى رتبة غمديه الأجنحة توجد طبقة تحت مصليه Subserosal layer فى حين أنه فى جنس Isotoma فيتكون الجليد من طبقتين على التوالى حول كل البيضة (شكل ١١ - ١٣) .

١١ - ٥ • حركة الجنين Blastokinesis

١١ - ٥ - ١ الحركة الجنينية

فى الرتب الأولية للحشرات يكون الجنين صغير الحجم نسبيا بالمقارنه بمحجم البيضة ، وفى كثير من هذه المجموع يقوم الجنين بحركات مكثفة ومنظمة بداخل المخ . وتعرف كل عمليات الإزاحه ، والدوران والإلتفاف للجنين داخل البيضة فى مجموعها بالحركة الجنينية Blastokinesis . وقد تتميز هذه الحركات إلى حركات اعتدال وحركات إنقلاب anatrepis and Katatrepsis وهذه الإصطلاحات تشير إلى أنواع مختلفة من الانشطة فى جميع الحشرات . فمثلا فى Acrididae يشير الأنقلاب Anatrepis إلى حركة الجنين بعيد عن القطب السفلى للبيضة فى حين يرمز الإعتدال katatrepsis إلى الحركة التى تنقل الجنين من السطح البطنى إلى السطح الظهري للبيضة (رونوال Roonwal عام ١٩٣٧) .

وتختلف مدى الحركة الجنينية فى أجناس الحشرات ففى رتبة الرعاشات وفوق فصيلة Teffigonoidea تكون هذه الحركات واسعة فمثلا جنس Agrion (رتبة الرعاشات) يكون الشريط الجرثومى على السطح البطنى للبيضة (شكل ١١ - ١٠) وينغمد طرفه السفلى فى المخ ويتكون خلال ذلك الرهل (شكل ١١ - ١٠ ب ، ح) وأخيرا ينقلب الجنين بالكامل فى المخ وتنتجه رأسه جهه القطب السفلى للبيضة (شكل ١١ - ١٠ د) .



شكل (١١ - ١٠) : مراحل نمو الجنين في جنس *Agrius*
(عن جوهانسون ويات سنة ١٩٤١)

يستمر التحام المصلي والرهل عند رأس الجنين ولكنهما يتمزقان فيما بعد عند هذه النقطة . ثم يلتف الجنين ويعود إلى وضعه الأصلي في حين أن الأغشية الجنينية الإضافية تقل في الطول وتزداد في السمك (شكل ١١ - ١٠ هـ ، و) وتحدث حركات مماثلة في التطايدات ولكن الطبقة الداخلية للقميص تحمل محل المصلي .

في فصيلة *Acrididae* تكون الحركات الجنينية أقل حدوثاً . فالجنين يتحرك أولاً في البيضة مبتدئاً عن القطب السفلي ولكن يظل على السطح البطنى للبيضة ، والرهل والمصلي يلتصقان ثم يتمزقان ويمر الجنين من خلال المح إلى السطح الظهري للبيضة . في بعض حشرات رتبة غمديه الأجنحة مثال جنس *Chrysomela* ، تكون الحركات الجنينية محدودة حيث يتغمد زيل الجنين مؤقتاً في المح ثم يعود إلى السطح ثانياً . أما في حشرات رتبة ثنائية الأجنحة فلا يتم بها حركات جنينية .

والميكانيكية التي تحدث بها هذه الحركات غير معروفة بالضبط ولكن يبدو أن هناك قوة دفع تنشأ من الشريط الجرثومي حيث أن الحركات الكثيفة تستمر في الحدوث بالرغم من الإلتلاف التجريبي للأغشية الجنينية الإضافية .

١١ - ٥ - ٢ الإنغلاق الظهري

في كثير من الحشرات أحد نواتج حركة الجنين هو انعكاس الوضع النسبي بين الجنين والمح . في بادئ الأمر يقع الجنين على أو بداخل المح ولكن عند الانتهاء من الحركات الجنينية ينحصر المح بداخل الجنين ، وهذا يتم نتيجة تكوين الغلاف الظهري للجنين . هذه العملية يمكن تمييزها إلى مرحلتين : المرحلة الأولى أو التمهيدية يحدث فيها انفلاقاً ظهرياً من الأغشية الجنينية الإضافية نتيجة الحركة بالجنينية وفي المرحلة الثانية تستبدل الأنسجة التمهيدية بأنسجة الطبقة الجنينية الخارجية التي تنمو من كلا الجانبين إلى أعلى لإتمام الإنغلاق الظهري النهائي .

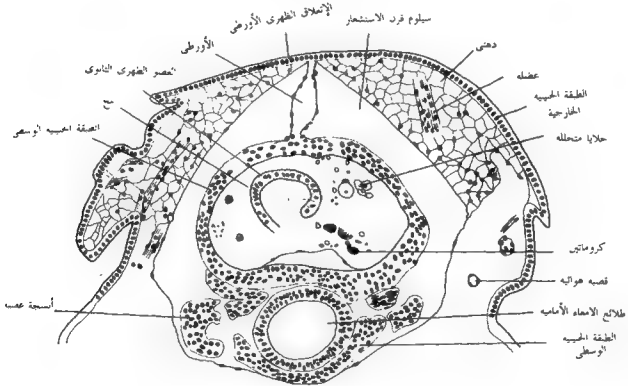
لاحظ اختلاف طرق إتمام الإنغلاق الظهري . في حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة حيث ينتج من حركة الجنينية تغليفاً للمح بواسطة الرهل والمصلي (شكل ١١ - ١١ أ) ويتكسّم الرهل والمصلي أثناء نمو الطبقة الجنينية الخارجية إلى أعلى لاستبدال الإنغلاق التمهيدى للرهل والمصلي ويقتصر وجودهما على المنطقة أمام الظهري ثم أخيراً تنغمد المصلي في المح على هيئة انغداد انبوي (شكل ١١ - ١٢) . هذه تمثل العضو الظهري الثانوي Secondary dorsal organ الذي يهضم في النهاية بالمعنى الأوسط .

وفي حالة غياب الحركة الجنينية يتم الإنغلاق الظهري بإعادة ترتيب الأغشية الجنينية مع إبقاء الجنين مستقر نسبياً . ففي جنس *Leptinotarsa* (رتبة غمديه الأجنحة) وبعض حشرات أخرى من فصيلة *Chrysomelidae* ينحل الرهل بداخل المصلي (شكل ١١ - ١١ ب) ويستبدل فيما بعد بواسطة الطبقة الجنينية الخارجية في حين أن المصلي تستمر سليمه كغشاء كامل من الخارج . أما في جنس *Chironomus* ينمو الرهل ظهرياً مع الطبقة الجنينية الخارجية سويًا حيث تقوم الطبقة الجنينية الخارجية بالإنغلاق الظهري في مرحلة مبكرة في حين أن الرهل يكون غشاء خارجياً كاملاً (شكل ١١ - ١١ جـ) وتنغمد المصلي وتتحلل وتتم نموات للأغشية مماثلة في رتبة حرشقية الأجنحة وفصيلة *Tenthredinidae* ولكن مع بقاء المصلي بحيث توجد طبقة من المح حول الجنين محصوره بين غلا في الرهل والمصل (شكل ١١ - ١١ د) وهذه تستعملها البرقة كأول غذاء لها عند القفص .

١٨ - ٣ - ٤ العضو الظهري

بعد إتمام الإنغلاق الظهري تنغمد ثم تتحلل الأغشية المكونة للإنغلاق التمهيدى فى المعى الأوسط ويسمى التركيب المؤقت الذى يتكون من هذه الأغشية العضو الظهري الثانوي Secondary dorsal organ (شكل ١١ - ١٢) ومن المهم التفريق بينه وبين العضو الظهري الأول Primary dorsal organ الكامل النمو فى بيض حشرات Apterygota . وفى جنس *Isotoma* يبدأ ظهور العضو الظهري الأول فى القطب الأمامى للبيضة بعد تكوين الطبقة الداخلية (شكل ١١ - ١٣) . وتلك النقطة تظهر خلايا الطبقة الجنينية الخارجيه غائره وتصبح ذات فجوات تدل على وجود نشاط غدئى وقد يكون هذا العضو مسئولاً عن انسلاخ الجليد الذى يتكون حول كل البيضة فى مرحله مبكره .

وفى وقت الإنغلاق الظهري للجنين يمر العضو الظهري الأول بداخل القناة الهضمية ويهضم بها . وتراكم مماثلة أقل نمواً تظهر فى جنين بعض الخنافس وفى نحل الصل من جنس *Apis* .



شكل (١١ - ١٢) : قطاع عرضي لى النصف الظهري لى جنين حشرة *Ornithacris* بعد اكتمال الإنغلاق الظهري .

١١ - ٦ تطور الأعضاء المكونة للأجهزة

Development of organ Systems

١١ - ٦ - ١ الزوائد

يمثل الجدار الخارجى للجينية الطبقة الجنين الخارجيه وتنشأ منها الزوائد كمسوات للخارج من الجدار وتوجد الشفة العليا أمام مستقبل المعى الأمامى Stomadoeum وعلى كلا جانبي الرأس الأوليه Protocephalon توجد أثار قرون الاستشعار (شكل ١١ - ٥ ب) . ثم يتم تعقيل منطقة الخزع الأوليه Protocorm وفي رتب الاوليه تمتد كل عقله جانبيا لتكون برعما لأحد الزوائد . وخلف منطقة الرأس الأوليه مباشرة توجد البراعم النامية للفكوك السفليه والفكوك العلويه والشفة السفلى وتنشأ الأخيره على هيئة زوج من الأطراف التى تلتحم فيما بعد فى الخط الوسطى لتكون الشفة السفلى بشكلها النهاى .

وتكون زوائد الثلاث عقل التالى أرجل الحشره وهذه تزداد فى الطول وتطوى ويظهر بها أخدود حيث ينشأ بها التعقيل فيما بعد (شكل ١١ - ٥ ح) .

وبالمقارنه تختفى الزوائد البطنيه إلا فى بعض الحشرات حيث ينمو من الحلقة الثامنه والتاسعه زوائد تشترك فى تكوين آله وضع البيض وزوائد الحلقة الحاديه عشر تكون الأفلام التناسليه وفى حشرات رتبته مستقيمه الأجنحة وبعض الرتب الأخرى تبقى بعض الزوائد الحلقة البطنيه الأولى لفترة (شكل ١١ - ١٥) وتعرف هذه بالأرجل البلوريه Pleuropodia وفى رتبته مستقيمه الأجنحة تعمل الأرجل البلوريه منطقة طرفيه تتضخم بها خلايا وتفرز الإنزيم الذى يهضم الطبقة المصليه الداخليه للجلايد التى تتحل وتمزق عند فقس البيض . والأرجل البلوريه فى الحشرات من جنس Belostoma (رتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) قد تقوم بنفس الوظيفه حيث تنغمر داخل الجسم ولا يظهر سوى اطراف الخلايا من تجويف اسطوانى الشكل . ويصل إلى أقصى تنمو قبل الفقس مباشرة .

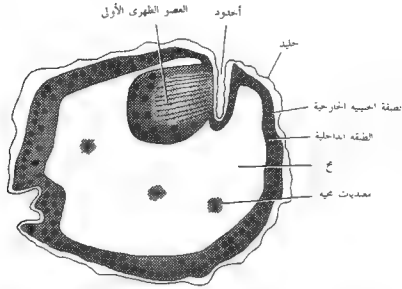
فى جنس Hesperoctenes (رتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) تكون البيضه خاليه من المح وكذلك قشره البيضه تكون غائبه حيث ينمو الجنين بداخل جسم الحشره الأم ويحصل الجنين على الغذاء اللازم من الأم عن طريق مشيمه كاذبه Pseudoplacenta تنشأ من الأرجل البلوريه .

وللأرجل البلوريه وظائف متعدده فى رتبة غمدية الأجنحه ولكن فى رتبته جلدية الأجنحة وغشائيه الأجنحة وحرشفيه الأجنحة تظهر فقط على هيئة حلقات صغيره سرعان ما تختفى (هوسى , Hussey) عام ١٩٢٧) .

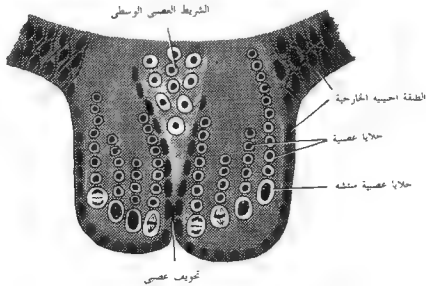
١١ - ٦ - ٢ الجهاز العصبي

ينشأ الجهاز العصبي كتنليظ فى الطبقة الجنينية الخارجيه على كلا جانبي الخط الوسطى للجسم من خلايا الطبقة الجنينية الخارجيه التى تنقسم جانبيا وتنزل منها خلايا كبيره تسمى خلايا عصبية منشته Neuroblasts تنقسم عدده مرات على نفس المستوى لتكون عمودا من خلايا عصبية يزوايه قائمه على السطح (شكل ١١ - ١٤) . وعاده

تتكون أربعة أو خمسة أعمدة من خلايا عصبية على جانبي الخط الوسطى بالإضافة إلى صف أو سط يتكون منه الحبل العصبي الوسطى Median neural strand فيما بعد . وفي جنس *Pieris* و *Musca* لا تنقسم الخلايا البنيوية للخلايا العصبية المنشأ مرة أخرى ولكن في جنس *Calandra* و *Apis* تمر بعده انقسامات عرضيه .



شكل (١١ - ١٣) : قطاع في مرحلة مبكرة من نمو جنس *Isotone* - موضحا العصر الطهري الأول (عن جوهانسون وبات Johannsen and Butt سنة ١٩٤٩) .



شكل (١١ - ١٤) : قطاع مار في الحبل العصبي الثاني موضحا خلايا عصبية منشأ مع خلايا بنوية . (عن جوهانسون وبات Johannsen and Butt سنة ١٩٤٩)

وإثناء تعقيل الجنين يبدأ تميز العقد العصبية ganglia . بمنطقة الرأس الأولية تنشأ ثلاث مجاميع مزدوجة من الخلايا العصبية المنتشة التي تمثل المخ الأول Protocerebrum والمخ الثاني Deutocerebrum والمخ الثالث Tritocerebrum وبالإضافة إلى ذلك قعدا كتال تعقيل الجسم يمكن تميز سبعة عشر عقدة عصبية خلف شفوية ، ثلاثة منها في العقل الفكوي وثلاثة في الصدر وإحدى عشر في البطن . ويلتحم العقد العصبية الثلاثة الأولى دائما لتكون عقده عصبية تحت مريه Suboesophageal ganglion ، كذلك قد تلتحم بعض العقد في البطن وتختلف درجات هذا الالتحام في اجناس الحشرات وتنشأ الفصوص البصريه Optic lobes ، التي تصبح مرتبطة بالمخ الأول ، مستقلة من العقد العصبية ولا تحتوى على خلايا عصبية منتشه ولوان خلايا كبيره مماثله تظهر بها تنشأ في رتبه مستقيمة الأجنته عن طريقه انفصال طبقي من تغليظ الطبقة الجنينية الخارجيه التي ستكون العين .

ويغلف الجهاز العصبي بغلاف يفرز الصفائح العصبية Neural lamella . وتنشأ الخلايا المكونه للغلاف غالبا من الطبقة الجنينية الخارجيه حيث غالبا تستمد من خلايا العقد العصبية الخارجيه (أشهرست Ashhurst) عام ١٩٦٥ .

تنشأ العقد العصبية للجهاز العصبي السيمبثاوى Stomatogastric System من الطبقة الجنينية الخارجيه للفتحة المضغمية الامامية . أما الاعضاء الحسية فنشأ من تحورات في طبقة فوق البشرة Epidermis .

١١ - ٦ - ٣ أعضاء اخرى تنشأ من الطبقة الجنينية الخارجيه

ينشأ الجهاز القصى كانغماذ مزدوج على العقل ويتخذ شكل حرف T ويلتحم اضلع حرف T المجاوره للعقل لتكون الأجزع الطولية وتنشأ انغمادات أخرى منها لتكون الافرع الأذق للجهاز القصى . وتنشق خلايا الدم الخمرية Oenocytes من طبقه فوق البشرة في كل العقل البطني ، فيما غدا الحلفتين الآخريتين غالبا .

١١ - ٦ - ٤ الجليد الجنيني

في الحشرات التابعه للرتب ذات التطور النصفى وعلى الأقل في بعض الحشرات التابعه لرتب شبكيه الأجنته ، غمديه الأجنته ، حرشقيه الأجنته وتفرز الجليد بعد الانتهاء من الحركة الجنينية بقليل . وهذا الجليد الجنيني Embryonic cuticle ينفصل من طبقة فوق البشرة ويفرز مكانه جليد اول طور حشرى ولكن لا يطرح الجليد الجنيني ويستمر حول الجنين إلى وقت الفقس وأهميه الجليد الجنيني غير معروفه ولكن المرحله التي يظهر بها تعبر عن تكوين الطور الأول البرق الحقيقي ولكن لايعد من ضمن الأعمار البرقيه .

وتشير دراسات مولر Mueller عام ١٩٦٣ . أن حشرات فصيلة Acrididae و جنس Dysdercus (رتبه نصفيه الأجنته الغير متجانسه) يتكون جليد رقيق جدا قبل ظهور الجليد الجنيني كذلك يظهر تركيب مماثل في Hyalophora (رتبه حرشقيه الأجنته) . وهذا الجليد الرقيق يطرح عند تكوين الجليد الجنيني الأصلي بحيث أن الأخير يصبح الجليد الجنيني الثانوى .

١١ - ٦ - ٥ • الطبقة الجنينية الداخلية أو المزودرم وتجاويف الجسم

تنشأ الطبقة الجنينية الداخلية أو المزودرم من الطبقة الداخلية وتركب في شريطين جانبيين يمتدان بطول الجسم ويتصلان فوق الخط الوسطى للجسم بواسطة طبقة رقيقة من الخلايا . وفي رتب الحشرات الأولية يظهر حلقات بالشريط الجانبي وتنقسم تبعاً لذلك إلى قطع جسميه *Somites* ولكن في رتب حرشفيه الأجنحة وغشائيه الأجنحة لا تنفصل القطع الجسميه عن بعضها وفي حشرات *Cyclorrhapha* هناك احتمال لعدم ظهور حلقات في الطبقة الجنينية الوسطى كما في جنس *Dacus* فأشروطه الطبقة الجنينية الوسطى لا يحدث بها تقسيم حلقى إلا عند تميزه إلى الأعضاء النهائية المرتبطة بالطبقة الجنينية الخارجيه وفي الرتب الأولية تبدو الطبقة الجنينية الوسطى في منطقة الرأس الأولية في وضعها الاصلى ولكن في الرتب الأكثر تقدماً يتحرك إلى الأمام من الوضع خلف الشفوى .

وتنظر التجاويف التى تمثل تجاويف سيلوميه *Coelom* بالطبقة الجنينية الوسطى المصمتة (شكل ١١ - ١٥) وهذه التجاويف إما أن تنشأ من شق في القطع الجسميه كما في جنس *Carausius* و *Formica* (رتبة غشائيه الأجنحة) أو عن طرق التفاف الطبقة الجنينية الوسطى المصمتة إلى اعلى لتغلف تجويفاً كما في جنس *Sialis* *Locusta* . وفي حشرات رتبته نصفيه الأجنحة الغير متجانسه يبقى الأكياس السيلوميه مفتوحه مكونه جيب فوق عصبى *epineural Sinus* في حين أنه في حشرات رتبة ثنائية الأجنحة تكون التجاويف السيلوميه غائبه .

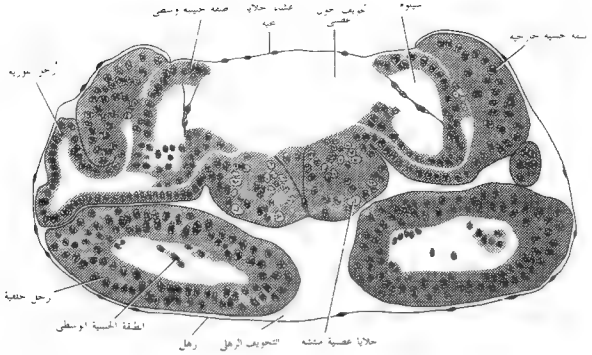
وفل حاله وجود التجاويف السيلوميه ، فيوجد زوج منها في كل عقله في منطقة الجرع الاوليه أما في منطقة الرأس الاوليه فيظهر زوج في العقلة الحامله لطلائع الفكوك العلويه وقرن الاستشعار وأحياناً يظهر زوج أو زوجين من التجاويف أمام قرن الاستشعار . أما في رتبته مستقيمه الأجنحة وغمدنيه الأجنحة فتندمج التجاويف الصدريه والبطنيه مكونه انبويه على كل جانب .

وثناء تكوين التجاويف السيلوميه يتكون تجويف الجسم الأولى حيث ينشأ كمساحه بين السطح العلوى للجنين والمخ . ويسمى هذا التجويف بالجيب فوق عصبى *epineural Sinus* وفي رتبته مستقيمه الأجنحة وجنس قمل الانسان من جنس *Pediculus* (*Siphunculata*) يغلّف التجويف ظهرها بواسطة طبقة خاصه مكونه غشاء خللايا المخ (شكل ١١ - ١٥) .

وتتشكك جدر الاكياس السيلوميه عندما تتميز الطبقة الجنينية الوسطى المكونه لها ، لتكون عضلات وأنسجة أخرى . نتيجة لذلك تندمج التجاويف السيلوميه والجيب فوق عصبى بحيث يصبح تجويف الجسم مشتركاً أو ما يطلق عليه تجويف دموى *haemocoel* وتكبر بعض الاكياس السيلوميه خصوصاً المرتبطة بقرون الاستشعار بدرجة ملحوظه ويكون لها دور اساسى في تكوين التجويف الناقى .

وبعد الانتهاء من الحركه الجنينيه وعند تكوين الإمعاء الوسطى تمتد الطبقة الجنينية الوسطى من الجهه الظهرية بين جدار الجسم والقناة الهضمية بحيث تمتد تجويف الجسم إلى أن يحيط بالقناة الهضمية كليا .

ويكون الجدار الخارجى للأكياس السيلومية كالآتي: العضلات الجسميه *Somatic muscles* والحاجز الظهرى والخلايا حول قلبه *Pericardial cells* والجسم تحت الرئى . *Suboesophageal body* . ويوجد الجسم الآخر . في حشرات رتب *Orthoptera*, *Plecoptera*, *Isoptera*, *Mallophaga*, *Coleoptera* *Lepidoptera*



شكل (١١ - ١٥) : قطاع عرضي مائل في مرحلة مبكرة من نوعين *Orrithacris* في هذه المرحلة الجنينية يكون مغموور غاما في المح .

ويتكون من عدد من الخلايا الكبيرة ثنائية النواة وهذه الخلايا توجد بتجويف الجسم وعلى ارتباط بالطرف الداخلي للمعى الامامى . ثم يظهر تجاويف بالخلايا وعادة تختفى قبل فقس البيض مباشرة ولكن في رتبة *Isoptera* تستمر إلى أن تصل الحشرة إلى الطور الكامل ويعتقد أن هذه الخلايا متعلقة بالانخراج التروجيني ولكن يعتقد Kessel (1961) أنها متعلقة بتفكيك المح .

ويكون الجدار الداخلى الاكياس السيلومية العضلات الحشوية والغدد التناسلية والجسم الدهنى وتنشأ خلايا الدم أيضا من الطبقة الجنينية الوسطى (أولمان Ulmann) عام ١٩٦٤ . ويكون القلب من خلايا خاصة تسمى طلائع الخلايا القلبية *Cardioblasts* التى تنشأ من زاوية علوية للأكياس السيلومية في حين تنشأ الأورطى من الجزء القريبى الوسطى لجدارى الكيسين السيلومين لقرن الاستشعار . (شكل ١١ - ١٢) .

١١ - ٩ - ٦ القناة الهضمية

تنشأ القناة الهضمية الأمامية والخلفية في مرحله مبكرة من النمو على هيئة انغماد للطبقة الجنينية الخارجيه مكونه مستطيل أو طلائع الامعاء الامامية *Stomodaeum* والامعاء الخلفية *Proctodaeum* (شكل ١١ - ١٦) . ومتفق عليه الآن ان المعى الأوسط ذات منشأ ثنائى القطب (جوهانسون ، بت Johannsen & Butt) عام ١٩٤١ . فتتكون كأشطره من الطبقة الجنينية الوسطى التى تنمو من براعم في كلا طرفى الجسم وتغلف المح

The diagrams illustrate the stages of the digestive tract in a flatworm, showing the development from a simple gut to a more complex system with a pharynx and ceca.

- Diagram 1 (Top Left):** Shows a simple, U-shaped gut with a central pharynx (الجزء الخلفي لفلان) and two lateral branches (الإمعاء الوسطى). The pharynx is labeled as the part of the gut that is not part of the main digestive tract (الجزء الخلفي لفلان).
- Diagram 2 (Top Right):** Shows the gut with a more complex structure, including a pharynx (الجزء الخلفي لفلان) and two lateral branches (الإمعاء الوسطى). The pharynx is labeled as the part of the gut that is not part of the main digestive tract (الجزء الخلفي لفلان).
- Diagram 3 (Middle):** Shows the gut with a more complex structure, including a pharynx (الجزء الخلفي لفلان) and two lateral branches (الإمعاء الوسطى). The pharynx is labeled as the part of the gut that is not part of the main digestive tract (الجزء الخلفي لفلان).
- Diagram 4 (Bottom):** Shows the gut with a more complex structure, including a pharynx (الجزء الخلفي لفلان) and two lateral branches (الإمعاء الوسطى). The pharynx is labeled as the part of the gut that is not part of the main digestive tract (الجزء الخلفي لفلان).

وتنشأ أنابيب ملييجي من طرف طلائح (مستقبل) الامعاء الخلفية . عادة تنشأ ٢ - ٣ أزواج في المرحلة الجنينية ولكن قد يتم تكوين اعداد أخرى منها في الطور اليرق (سافوج Savage عام ١٩٥٦) . أما (هنسون Henson عام ١٩٣٢) فيعتقد أن أنابيب ملييجي تنشأ من الطبقة الجنينية الداخلية ولكن لا يوجد اثبات قاطع على ذلك (سريفاستافا ، خاير ، Srivastava & Khare عام ١٩٦٦) .

في حشرات رتب ثنائية الأجنحة ، وغمدية الأجنحة ، وغشائية الأجنحة تتميز الخلايا في مرحله مبكرة من التحو الجنيني المسؤولة عن تكوين الخلايا الجرثومية بالغدد التناسلية وتقع هذه الخلايا في القطب الخلفي البيض في منطقة البستوبلازم وتسمى البلازما القطبية pole plasm وتختلف عن غيرها بوجود حبيبات تسمى الحبيبات القطبية Polar granules وتكون غنية RNA هذه الحبيبات تتميز أثناء تكوين البويضات في *Drosophila* تبدو في بادي

الأمر على هيئة أجسام صغيرة تتلامس مع الأجسام السبحية وتزداد في الحجم . بعد الإخصاب تفقد الاتصال بالأجسام السبحية .

ويوصل الأنويه التفليجية إلى منطقة البلازما القطبية تغط بالحيبيات القطبية وتكون ماثلة للإلتحام . وفي حشرات فصيلة *Nematocera* وعدد النواشط التي تهاجر إلى البلازم القطبية يكون ثابتا في الجنس الواحد . فمثلا واحدة فقط في جنس *Miasler*، *Wachtliella* ، واثنين في جنس *Sciara* وستة في جنس *Culex* .

ولكن يختلف العدد في معظم حشرات التابعة لتحت رتبة *Cyclorrhapha* فعلى سبيل المثال يتراوح ما بين ٣ و ١١ في *Drosophila* . وتنقسم هذه الأنويه ويصل عددها مثلا إلى ثمانية في جنس *Miastor* أو أربعون خلية قطبية في درو سفليا . وتوجد هذه الأنويه خارج الأدمة الجرثومية أو كما في جنس *Dacus* توجد في فتحة قطبية دائرية بالأدمة الجرثومية (شكل ١١ - ٣) .

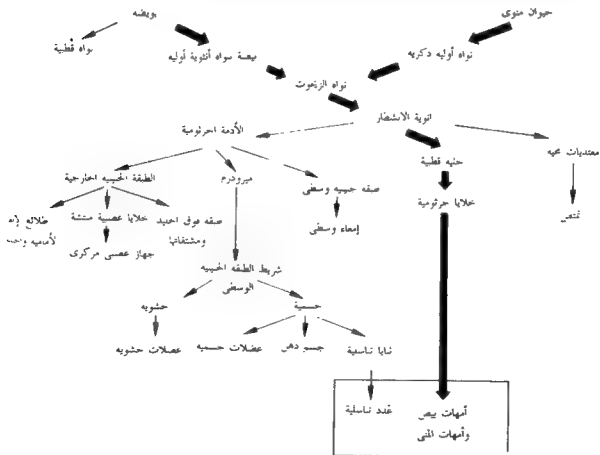
يلو ان البلازما القطبية تمنع إزالة الكروماتين من النواه كالذى يتم في باقى أجزاء البيضة . فمثلا في *Wachtliella* تحتوي الأنويه التفليجية على حوالى أربعين كروموسوما بعد الانقسام الثالث فتتجه إحدى الأنويه إلى البلازما القطبية في حين أن باقى الأنويه تتجه إلى المحيط الخارجى . وفي الانقسام التالى تنقسم النواه في البلازما القطبية كالتحاد ، ولكن في الانقسامات التالية ولو أن الكروموسومات بها تبدأ في التحرك تجاه المغازل الانقسامية *mitotic spindle* ولكن في النهاية لا تصل منها إلا ثمانية كروموسومات فقط بكل نصف مغزل أما باقى الكروموسومات فتعود إلى الاستواء وتتكدس وتبدأ في التحلل (Geyer and Duszynska, 1959) وترجع هذه الإزالة غالبا إلى عامل نقص في الجسم المركزى *Centromere* أما في حالة الجنين الذكر ففى الأنقسام السابع يحدث حذف لكروموسومين آخرين بالخلايا الجسيمية .

حذف كروموسومات بأكملها من الخلايا الجسيمية يتم في فصائل *Cecidomyidae*، *Sciaridae* وبعض حشرات *Chironomidae* ولكن حتى في *Drosophila* and *Calliphora* إحدى الكروموسومات من الأنويه الجسيمية يفقد عقلة طرفية (Agrell 1964) . الكروموسومات التي يحتفظ بها في الخلايا الجرثومية يلو أنها اساسية في مرحلة تكوين البويضات (Geyer- Duszynska, 1959) ويقترح (Painter عام ١٩٦٦) . أنها تخدم في زياره كثافة الريبوسومات في الخلايا المغذية . في بعض الحشرات الأخرى مثل *Drosophila* يمكن الوصول إلى نفس الغاية بواسطة الانقسام الداخلى بالخلايا المغذية .

في الحشرات التابعة لتحت رتبة *Nematocera* كل خلايا القطبية تهاجر لتكون خلايا جرثومية للغدد التناسلية ولكن القليل من الخلايا فقط تهاجر في *Cyclorrhapha* ويتحول الباقي إلى مختبرات محبة أو تساهم في تكوين النسيج الطلائى للمعى الأوسط . بعض هذه الخلايا تهاجر بداخل الأدمة الجرثومية قبل تكوين التيلين أو تكوين الجسم الكرى والبعض الآخر يفعل ذلك أثناء أو بعد تكوين الجسم الكرى وثناء ذلك تحمل للأمام وتتقدم مع مستقبل للمى الخلفى (شكل ١١ - ٧) . هناك آراء متناقضة لتحديد أى من هذه الخلايا تكون الخلايا تقترح ان خلايا مستقبل الملى الخلفى هى المستولة . (D. T. Anderson, 1962. Counce, 1963. Hathaway and) (Selman 1961, Mahowald, 1962) .

وينتج الانفصال المبكر للخلايا الجرثومية خطأً خلويًا مباشرًا من جاميطات أحد الأجيال إلى جاميطات الجيل التالي ، منفردًا عن الخلايا المكونة لباقي أعضاء الجسم (شكل ١١ - ١٧) ومن المرجح أن هذا يساعد على ضمان سلامة الجهاز الوراثي ولتقليل احتمال حدوث انقسامات شاذة .

في مجاميع حشرية أخرى لا يمكن تمييز الخلايا الجرثومية في مرحله مبكره من النمو الجنيني حيث تظهر وقت تخليق الطبقة الجنينية الوسطى في جنس *Lacusta* أولاً بجدران الأكياس السيلومية للعقل البطنية الثانية والخامسة وفيما بعد تتجمع في مجموعة واحدة مرتبطة بمتن الطبقة الجنينية الوسطى وهناك قليل من الأدلة تشير أن تطور المتن التناسلية *genital ridges* يتم بتأثر من الخلايا الجرثومية ولكن معظم الأبحاث لا تؤيد هذا الرأي وتحاط الخلايا الجرثومية بعد ذلك بالطبقة الجنينية الوسطى وتزداد في العدد قبل أن تنزل في اشربة نتيجة انغمادات داخلية للطبقة الجنينية الوسطى هذه الاشربة تكون المنطقة الجرثومية للأنابيب المبيضة الأنابيب الخصويه ويزداد سمك الطبقة الجنينية الوسطى من الجهة البطنية وينشأ منه خيط خلوي تظهر في التجاويف لتكون القنوات الجانبية التناسلية . أما القناة التناسلية الوسطى أو المشتركة فتتأثر نتيجة انغماد الطبقة الجنينية الخارجيه .



شكل (١١ - ١٧) : منشأ الخلايا أثناء النمو - موضحاً منشأ الخلايا التناسلية .
(عن أندرسون Anderson سنة ١٩٦٢)

في رتبة مستقيمة الأجنحة تنشأ الغدد التناسلية الإضافية في الذكر من امبول متنفخة عبارة عن آثار الأكياس السيلوميه للعقلة البطنية العاشرة وتنقسم الأمبول إلى عدد منفصلة نتيجة نمو داخلي .

١١ - ٧ التغيرات الأيضية والتحكم في تطور الأعضاء

Metabolic changes and control of organ development.

تزداد كمية الأكسجين الممتصة بواسطة البيضة بتقدم مراحل النمو وزيادة الجنين في الحجم ، في بادئ الأمر يساوى التنفس واحد صحيح ولكنه سرعان ما ينخفض عن هذا المستوى وهذا يشير إلى أن البيضة تستعمل الكربوهيدرات المخزنة بها أولا وعند نفاذها تعتبر المادة الدهنية هي المادة الميسرة للأبيض metobalic Substete . وفيبيض النطاط وجد أن ٧٥٪ من الأكسجين الممتص بداخل البيضة متعلق بأكسده المادة الدهنية .

ولعل المحتوى التروجيني الكلي للبيضة ثابت خلال جميع مراحل النمو ولكنه يختلف في توزيعه ، فيزداد بالجنين على حساب المح . ويشابه مستودع الأحماض الأمينية بالبيضة النامية لمثلية في الحشرة الأم ويعد هذا من الأمور المتوقعة نظرا لأن الأحماض الأمينية يمكن أن تمتص مباشرة من الميموليف (السائل الدموي) وفي أثناء مراحل تكوين الجنين يزداد تركيز الاحماض الأمينية الحرة في بادئ الأمر غالبا نظرا لسرعه هدم الملح بواسطة أنزيمات Cathepsin - type - enzyme التي تصل إلى أقصى درجة نشاط في تلك الفترة (Kuk-Meiri et al 1966) وتستعمل هذه الاحماض الأمينية في تمثيل البروتينات بالجنين وتركيزها يقل بزيادة معدل التمثيل البروتيني (chen 1966) .

وميكانية التحكم في مراحل النمو المتقدمة علاوة على عمليات تكوين الأعضاء غير معروفة بالتحديد وعموما تتميز الطبقة الجنينية الخارجية ذاتيا ولكن نمو وتحديد الطبقة الجنينية الوسطى يتم بعد الإمتداد الأول للطبقة الداخلية وتنبية من الطبقة الجنينية الخارجية الغير مميزة بعد . وهناك بعض الأدلة تشير إلى تكوين أحد الأعضاء بتنبية تكوين عضو آخر ، مثال ذلك : القناة الهضمية الوسطى يتأثر من الطبقة الجنينية الوسطى الحشوية ، ومقدم القناة الهضمية الوسطى بتنبية من طلائع القناة الهضمية الأمامية ، والعيون البسيطة بتنبية من براعم الاجنحة . ويبدو أن العيون والفصوص البصرية لها تأثير متبادل لبعضهما .

في جنس *Locusta* و *Locustana* يعتقد أن مراحل النمو المتأخرة تقع تحت تأثير هرموني من الغدة الفوق صدرية وفي غياب هذا فيشمل تميز الأنسجة (B. M. Jones, 1956 a) ولكن لا يوجد دليل على ذلك في جنس *Melanoplus* (Mueller, 1963) ولا ايضا في *Diptera* (Anderson, 1966)

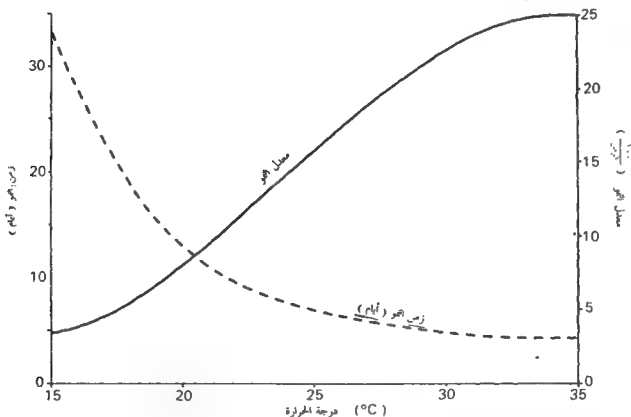
١١ - ٨ المدة اللازمة لإتمام النمو الجنيني

Duration of embryonic development

تختلف المدة التي تتخذها الحشرات لإتمام نموها الجنيني بدرجات كبيرة . فمثلا تحت ظروف درجة حرارة ٣٠° م يتم النمو الجنيني في ظرف ٣٠ ساعة لبيض بعوض *Culex* و ٨٢ ساعة في *Ostrinia* (رتبة حرشفية

الأجنحة (وخمسة أيام في *Oncopeltus* و ١٥ يوم في *Schistocerca* و ٤٣ يوم في *Ornithacris*) رتبة مستقيمة الأجنحة (.

وتقل فترة النمو الجنيني بزيادة درجة الحرارة أى أن معدل النمو يزداد تقريبا بمعدل خطى بزيادة درجات الحرارة إلا في الحدود القصوى لمعدل النمو (شكل ١١ - ١٨) ولا يتم النمو إذا زادت درجة الحرارة عن حد معين وغالبا ما تكون في حدود ٣٥ - ٤٠ م أو أقل من حد معين فمثلا يساوى ١٤ م في *Oncopeltus* و ١٣ م في *Cimex* ولو أن بعض مراحل النمو قد تتم في درجات الحرارة المنخفضة فمثلا في *Oncopeltus* بعض مراحل نمو مرفولوجيه تتم حتى في درجة حرارة ٥٥ م فالإضافة إلى ذلك هناك حدود لدرجة الحرارة لا يحدث فيها فقس البيض حتى الذى به جنين تام النمو .



شكل (١١ - ١٨) : الزمن للمسار للنمو الجنيني ومعدل النمو الجنيني في جنس *Oncopeltus* بالنسبة لدرجات الحرارة (.
(عن : ريتشاردز Richards سنة ١٩٥٧) .

ومن المهم التفريق بين حد درجة الحرارة لبعض مراحل النمو والتي بها لا يحدث تميز للجنين إذا انخفضت عن ذلك الحد وحد درجة الحرارة للنمو والتكوين الكامل وكذلك فقس البيض .

وفي درجات الحرارة التي تزيد عن الحد الأدنى الملائم للنمو الكامل نحدد أن (درجة الحرارة × الزمن) اللازمة لاتمام النمو وفقس البيض ثابتة باستمرار بصرف النظر عن درجة الحرارة . إذاً أنه في حالة الجراد *Schistocerca*

يتطلب النمو الكامل للجنين ٢٢٤ درجة يوم يوم أعلى من الحد المحسوب نظريا من ٠١٥ م . فمثلا في درجة ٣٠ م النمو الجنيني يستغرق حوالي ١٥ يوم [(٣٠ - ٠١٥) \times ١٥ يوم = ٢٢٥ درجة يوم] . وفي درجة ٢٠ م يستغرق النمو الجنيني حوالي ٤٥ يوم [(٢٠ - ٠١٥) \times ٤٥ يوم = ٢٢٥ درجة يوم] .

وتكون هذه العلاقة منتظمة في *Schistocerca* بتقلب درجات الحرارة بالإضافة إلى الفترات التي تقل فيها درجة الحرارة عن الحد الأدنى للنمو الكامل (هونتر — جوتر , Hunter — Jones, سنة ١٩٦٦) . ولكن هذا غير صحيح في *Oncopeltus* وغيرها الحشرات ولو أنه النمو الجنيني في *Oncopeltus* لا يكتمل بانخفاض درجة الحرارة عن ١٤ م إلا أن بعض مراحل النمو قد تحدث ، إذا فترة انخفاض الحرارة لها تأثيرها على العدد الكلي للدرجة اليومية الأعلى من ١٤ م اللازمة للنمو (Richards, 1957 and Howe, 1957) .

ولدرجة الرطوبة تأثير أيضا على النمو الجنيني في بعض الأجناس ، ففي *Lucilia* يوجد علاقة خطية بين المدة اللازمة للنمو ونقص التشبع فمن الضروري لبيض بعض الحشرات أن يمتص الماء قبل استطاعته إتمام نمو الجنين به في حين أنه في حالة وجود رطوبه كافيه في البيئة الخارجية فحميه من الموت نتيجة الجفاف ولكن ليس بالدرجة الكافيه لإتمام النمو ، وقد يدخل البيض في فترة سكون ثبات فتحت مثل هذه الظروف ينمو بيض الجراد *Schistocerca* إلى بداية مرحلة الحركة الجنينية ثم يدخل في فترة سكون قد تصل إلى ستة أسابيع . وفي أي فترة خلال هذه المدة يستعيد الجنين تطوره اذا وفرت له الرطوبة اللازمة . كذلك يفشل بيض الجراد في النمو بوجوده في تربة مشبعة بالماء (Hunter - Jones, سنة ١٩٦٦) .

وفي بعض أجناس الحشرات تطول فترة النمو الجنيني جدا نظرا لسكون البيضة egg diapause قد تصل هذه المدة إلى ٣ سنوات في بيض *Locustana* . ويحدث سكون البيضة في مراحل نمو مختلفة فقد يكون بعد تكوين الأدمة الجرثومية مباشرة كما في *Austroicetes* (رتبة مستقيمة الأجنحة) أو قبل تكون الأدمة الجرثومية كما في *Melanoplus* أو في الجنين الكامل التكوين كما في *Lymantria* (رتبة حرشفية الأجنحة) .

الفصل الثاني عشر

نماذج غير عادية من التطور

UNUSUAL TYPES OF DEVELOPMENT

أحياناً تحتفظ الأنثى بالبيض بداخل جسمها بعد إخصابها بحيث يبدأ النمو الجنيني به قبل وضعه . ولو امتدت مدة النمو الجنيني الداخلى فقد يفقس البيض وتخرج اليرقات داخل جسم الحشرة الأم ، وفي بعض الأجناس يتم تغذية اليرقات وهى بداخل جسم أمها وبالتالي تضعه على هيئة يرقة سرعان ما تتعذر وتسمى هذه الظاهرة بولادة الأحياء viviparity . وفي حالات أخرى يكون البيض فقير في الملح ويتغذى الجنين عن طريق تركيب شبيهة بالمشيمة يوجد في القنوات التناسلية للأنثى أو بداخل التجويف الدموى بها . وقد يخرج من بيض الكثير من الحشرات المتطفلة أكثر من يرقة بدلاً من فرد واحد وتسمى هذه الظاهرة بتعدد الأجنة polyembryony .

وقد ينمو البيض بدون إخصاب أى يتكاثر بكريا Parthenogenesis وهى ظاهرة تحدث أحياناً في بعض أنواع الحشرات فأما جنس الحشرة الناتج من هذا النوع من التكاثر فيعتمد على سلوك الكروموسومات وقت الإنقسام الإختزالى ، عموماً فالبيض الفردى الكروموسومات haploid eggs تخرج منه ذكور والبيض الثانى الكروموسومات diploid تخرج منه الإناث ومن آثار التكاثر البكرى أنه يقلل من تكييف الحشرة ولكن في بعض الحالات يتغلب على هذا بتبادل التكاثر البكرى مع التكاثر الجنسي بين الأجيال . وقد يحدث نضج جنسى في القليل من الحشرات وتبدأ في إنتاج ذرية وهى ما زالت في طور اليرقة أو العنقاء وتسمى بظاهرة تكاثر الأطوار غير الكاملة paedogenesis .

١٢ - ١ ظاهرة ولادة أحياء Viviparity

قد يخصب بيض الحشرات أثناء وجوده في المبيض أو في الجزء العلوى من قناة المبيض وفي بعض الأجناس يحتفظ بالبيض داخل جسم الأنثى لفترة قبل وضعه . ونتيجة لذلك تبدأ مراحل النمو الجنيني بالبيض أثناء وجوده بحجم الأنثى . في بيض جنس Cimex حيث يحدث فيه الإخصاب بداخل التجويف الدموى haemocoelic insemination فعندما يتم وضع البيض يكون الجنين تقريباً في مرحلة الحركة الجنينية blastokinesis . وفي أجناس أخرى قد يحتفظ بالبيض داخل جسم الحشرة إلى حين الإنتهاء من النمو الجنيني قبيل الفقس أو إلى ما بعد ذلك ، ويطلق على تلك الأجناس بالأجناس الولودة Viviparous .

١٢ - ١ - ١ الولادة البيضية

في كثير من الأجناس يحتجز البيض في القناة التناسلية إلى وقت قريب من الفقس حيث يفقس البيض قبل وضعه مباشرة أو أثناء وضعه . وفي هذه الحالة توجد جميع العناصر الغذائية ضمن محتويات البيضة ولا تنشأ أعضاء خاصة لتغذية الجنين . ويُسمى هذا النوع بالولادة البيضية *Ovoviviparity* وتختلف عن وضع البيض الطبيعي *Oviparity* فقط في حجز البيض فترة داخل الجسم .

تحدث الولادة البيضية على فترات متقطعة في العديد من الحشرات التابعة لرتب ذباب مايو ، الصراصير وقرس النسي ، ونصفية الأجنحة المتجانسة ، هدية الأجنحة وحرشفية الأجنحة . وغمدية الأجنحة وهي كثيرة الحدوث في حشرات ثنائية الأجنحة ومنها الأمثلة التالية :

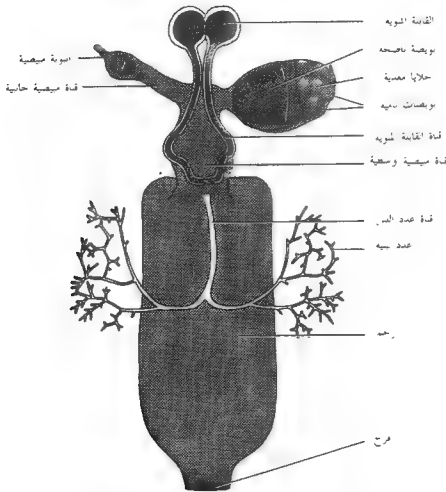
تضع حشرات جنس *Musca* عادة بيضاً ولكن قد يحتجز البيض بعد إخصابه وتلد يرقات . في هذه الحالة يحتفظ بالبيض في قناة البيض الوسطى التي تضخم جدا متخذة شكل الرحم . ويتبع ذباب *Tachinids* أعداد كبيرة من البيض مثله كمثله كثير من الحشرات ثنائية الأجنحة التي تضع بيضاً ولكن في الأجناس التي تمتاز بالولادة البيضية مثال جنس *Sarcophaga* يتم تبويض عدد قليل من البيض في الدورة الواحدة أما ذباب *Musca larvipara* فتتضح بيضة واحدة فقط كبيرة الحجم في الدورة الواحدة . وهذه النسبة المنخفضة في إنتاج البيض تعبر عن درجة الحماية القصوى التي تستطيع أن توفرها الأنثى للبيضة التي تحملها بالمقارنة بالإناث التي تضع بيضها في البيئة الخارجية .

أما زيادة حجم البيضة ف يرجع إلى تراكم المزيد من العناصر الغذائية بحيث يستطيع أن ينمو الجنين إلى ما بعد مرحلة الفقس ويتم ولادة اليرقات في مرحلة متقدمة من النمو . فمثلا يرقات جنس *Hylemya strigosa* تمر بالعمر اليرقي الأول وتنسلخ إلى العمر الثاني وهي بالبيضة وتخلص من جليد الإنسلاخ الأول مباشرة بعد الفقس . وفي جنس *Termitoxenia* يفقس البيض عن يرقات في العمر الثالث سرعان ما تتحلر وبالتالي لا يتغذى فيه اليرقات كحشرات حرة .

١٢ - ١ - ٢ ولادة الأحياء

في بعض الحشرات التي يحتفظ بالبيض في جسمها بعد الإخصاب يتغذى الجنين مباشرة من الحشرة الأم وذلك بالإضافة إلى أو بدلاً من مح البيضة . هذه الحشرات تعتبر الحشرات الولودة الحقيقية وتحدث بعض التحويلات التشريحية في الأم أو في البيضة لتسهيل انتقال العناصر الغذائية . وعادة تنتج الحشرات الولودة عدداً قليلاً من الذرية بمقارنتها بالحشرات التي تضع بيضاً وهذا يرتبط بقلة أعداد الأنثيين المبيضية بها . فمثلا في إناث جنس *Melophagus* (رتبة ثنائية الأجنحة) فيوجد بها زوج واحد من الأنثيين المبيضية بكل مبيض ، وفي *Glossina* (رتبة ثنائية الأجنحة) قد يتكون المبيض من أنبوبة مبيضية واحدة فقط وبالمقارنة فالحشرات التي تضع بيضاً من جنس *Musca* يوجد بها ٧٠ أنبوبة مبيضية بكل مبيض .

وفي الحشرات الولودة من رتبة جلدية الأجنحة من جنس *Hemimerus* نجد أن المبيض يتكون من ١٠ - ١٢ أنبوبة مبيضية ويؤدي نصفهم فقط وظيفته . وفي جنس *Arixenia* يوجد ثلاث أنابيب مبيضية على كل جانب . أحياناً قد يحتفظ بالبيض ويتم النمو الجنيني بداخل الأنبوبة المبيضية كما في جنس *Hemimerus* والمن والحشرات التابعة لفصيلة *Chrysomedilidae* . في حين أنه في حالات أخرى كما في حشرات ثنائية الأجنحة يتضمنهم المهمل ليكون رحم (شكل ١٢ - ١) . وفي رتبة *Strepsiptera* والقليل من الحشرات التابعة لفصيلة *Cecidomyidae* التي تتوالد بكربا ، ينمو البيض داخل التجويف الدموي للحشرة الأم (شكل ١٢ - ١) .



شكل (١٢ - ١) : الجهاز التناسل الأنثوي في *glossina*

وتبعاً لاقتراح هاجان (Hagan عام ١٩٥١) . يمكن تقسيم الحشرات التي تتكاثر عن طريق ولادة أحياء إلى ثلاث مجاميع :

الحشرات الولودة ذات المشيمة الكاذبة *Pseudoplacental viviparity*: تضع الحشرات الولودة

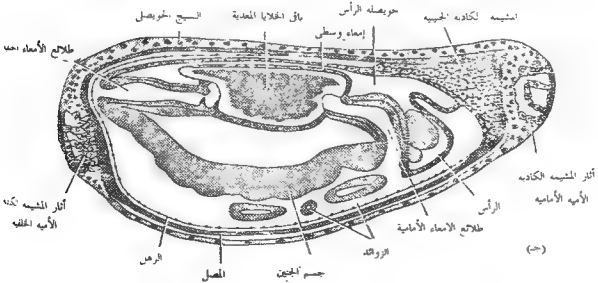
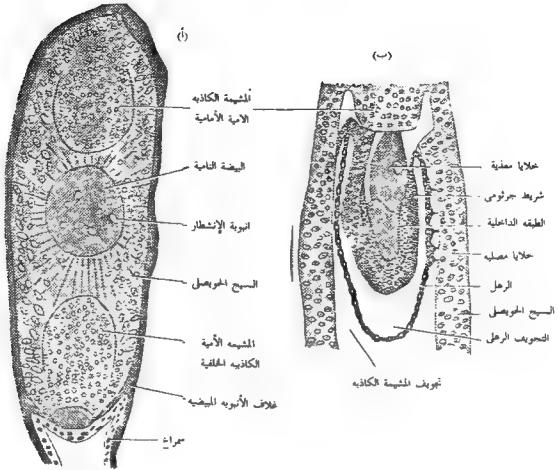
ذات المشيمة الكاذبة بيضاً عديم أو قليل المح . يحتجز في جسم الأنثى ويحصل على المواد الغذائية اللازمة له عن طريق أعضاء تسمى بالمشيمة الكاذبة *pseudoplacenta* ناشئة من أنسجة الجنين أو أنسجة الأم . ويكتمل النمو الجنيني إلى مرحلة ما قبل الفقس حيث أن اليرقات تعيش حرة خارج الجسم .

في جنس *Hemimerus* لا يوجد بالبيض الكاملة ع ولا يتكون بها قشرة البيض (كوريون) ، حيث يحتفظ بالبيضة في الأنبوبة المبيضية طوال فترة النمو الجنيني ويرافق البويضة خليه واحده مغذيه ويغلفها طبقة واحده من نسيج حويصلي . وفي مرحلة النمو الأولى يتركب النسيج الحويصلي من إثنين إلى ثلاث طبقات خلويه ويزداد سمكه في الطرفين ليكون المشيمة الكاذبه الأماميه والخلفيه *Anterior and Posterior maternal pseudo Placenta* (شكل ١٢ - ١٢) وباستمرار نمو الجنين يقع في تجويف يسمى تجويف المشيمة الكاذبة ناشئ من تضخم الحوصلة ويتصل بها بواسطة زوائد سيتوبلازمية تمتد من خلايا طبقة الرحم *amion* ، وتل الطبقة المصلية (شكل ١٢ - ٣ ب) . بالإضافة إلى ذلك بعض الخلايا الجنينية تتحول إلى خلايا مغذيه كبيرة تتصل بالمشيمة الأماميه والأماميه ويبدأ النسيج الحويصلي والمشيمة الكاذبة في التحلل التدريجي مما يدل على سحب الغذاء منها .

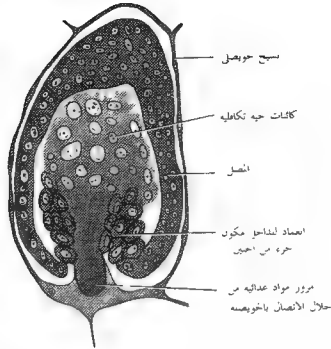
وفي مرحلة النمو التاليه تنتشر الطبقة المصلية حول الجنين وتشارك مع الرحم لتكون المشيمة الكاذبة الجنينية *Foetal pseudoplacenta* (شكل ١٢ - ٢ جـ) أثناء ذلك يكون الإنغلاق الظهري قد تم فيما عدا بالمنطقة الأمامية حيث يكون تجويف الجسم مفتوح إلى تجويف جنيني إضافي ويعرف بحوصلة الرأس الأولية *Cephalic Vesicle* . ويعتقد أن الغذاء يمر من المشيمة الكاذبة إلى السائل في حوصلة الرأس الأولية ويصبح حر الدوران حول وبداخل الجنين . وغالباً ما يكون القلب نشط وظيفياً خلال تلك الفترة وبالتالي يساعد في دورة السائل .

ينمو بيض حشرات المن أيضاً بداخل الأنابيب المبيضية ويكون خال من قشرة البيض ، في بادئ الأمر يحصل البيض على الغذاء اللازم له من خلال مغذ حيث أن المن به أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذيه طرفيه ، ولكن فيما بعد تلعب الخلايا الحويصليه دوراً رئيسياً . ففي جنس *Macrosiphum* يفصل النسيج الحويصلي عن البيضة النامية ولكن تحتفظ باتصال قاعدي بها (شكل ١٢ - ٣) ، عن طريق هذا الإتصال تنتقل عناصر إحتياطيه وكائنات حيه تكافليه إلى الجنين ، ولكن هذا الإتصال يتقيد بنمو البلاستوردم ويفقد هذا الإتصال . وفي المرحلة التاليه غالباً ما يتم إنتقال مباشر للغذاء من الخلايا الحويصليه عبر الطبقة المصلية بدليل أن مقياس طول البيضة يزداد بمحوى ٣٠ مره خلال مرحله نموها .

وتوجد الولاده ذات المشيمة الكاذبة ايضاً في *Archipsocus* (Pscoptera) وبها تحير الطبقة المصلية العضو المغذى . وفي الحشرات النابهه لقصيله *Polycitenidae* (رتبة نصفيه الأجنحة غير المتجانسه) تعتبر الطبقة المصلية ثم الأرجل البلوريه ذات أهمية في تغذية الجنين .



شكل (١٢ - ٧) : مراحل نمو Hemmerus (أ) الإنشطار (الطلع) الأول - (ب) الشريط الجرثومي تام التكوين نهاية الحركة الجينية (ج) من ماجان، Hagan سنة ١٩٥٩.



شكل (١٢ - ٣) : قطاع في مرحلة مبكرة من الحشر الجنيني في عشرة اللن من جنس *Macrosiphum* (من هاجان Hagan سنة ١٩٥٩).

ولادة الأحياء في رتبة الصراصير وفرس النسي Viviparity in Dictyoptera : تعتبر ولادة الأحياء في الصراصير وضع فردي وشاذ . وتضع الصراصير البيض أساساً داخل كيس بيض *ootheca* ويطرد خارج القنوات التناسلية . وفي بعض الأجناس قد يحمل كيس البيض بالقرب من الفتحة التناسلية ويبرز منها ، ففي الصرصور الأمريكي يتم وضع هذا الكيس قبل فقس البيض بفترة قصيرة . وتوجد أجناس أخرى كما في الصرصور الألماني تستمر أثناء في حمل كيس البيض إلى حين الفقس . وفي أجناس أخرى ينشق كيس البيض ثم يسحب داخل الجسم ثانياً حيث يحجز في جراب الحضنة الأوسط *median brood sac* الذي يمتد أسفل باقي الجهاز التناسلي ووجد في هذه الحالة أن كيس البيض ضعيف التكوين ، وبزيادة حجم البيض يبرز من الكيس وفي معظم الأجناس ترجع زيادة الحجم إلى امتصاص الماء ولكن في *Diploptera* حيث يزداد طول البيض نحو ٥ - ٦ مرات أثناء النمو الجنيني وجد أن هناك زيادة في الوزن الجاف تدل على أن الأجنة تحصل على بعض الغذاء من الحشرة الأم .

ولادة أحياء مع التغذية الغدية Adenotrophic viviparity : في حالة الولادة مع التغذية الغدية يمر البيض بعد نضجه وإفراز قشرته إلى منطقة المهبل المتحورة إلى رحم ويحتجز بها . ويكتمل مراحل نمو جنيني مماثل لحاله الولادة البيضية إلا أنه عندما تنقش اليرقات تظل في الرحم وتتغذى بواسطة غدد خاصة أمية . وتم ولادة اليرقات عند اكتمال الطور اليرقي حيث تتغذى الحشرات بعد الوضع بفترة قصيرة وبالتالي في هذا النوع لا توجد مرحلة تغذية خارجية لليرقة الحرة . ويوجد هذا النوع من التكاثر بولادة أحياء فقط في جنس *Glossina* والحشرات التابعة لجنس *Pupipara* .

في *Glössina* تؤدي الأنبوبتان المبيضيتان وظيفتهما بالتبادل بحيث تتضح بيضه واحده فقط في كل دوره وتغر إلى المهبل . ومرحلة النمو الجنيني مرحله سريعه فمثلا تستغرق حوالي ٣ أيام في درجة حراره ٢٤° م في *Glossina* *palpalis* بعدها تنفقس اليرقات . ويوجد على الجدار البطني للرحم وساده صفيره من خلايا غدديه يوجد أسفلها نسيج عضلي ويمتد بها نسيج عضلي آخر يتصل بالجدار البطني لجسم الحشره . ويطلق على هذا العضو محطم القشرة Choriothete وهو مسئول عن إزالة قشرة البيضه وجليد العمر اليرق الأول . ويمر هذا العضو بمراحل دوريه من التطور ، حيث يتحلل أثناء المراحل المتأخرة من النمو اليرق ويبدأ في التجدد قبل وضع اليرقات بحيث يكتمل بناه قبل ميعاد فقس البيضة التاليه . ويلتصق محطم القشرة بقشرة البيضة مؤديا إلى شقها طوليا ، حيث تنزع بواسطة حركه عضلات محطم القشرة ، وتنطوى القشرة بجوار جدار الرحم . وبفس الوسيله تنزع جليد العمر اليرق الأول وتطرد بقايه قشرة البيض خارج جسم الأنثى حين تضع اليرقات (يرسول وجاكسون Bursoll and Jackson ، عام ١٩٥٧) .

أما يرقات العمر الأول والثاني فتتغذى على إفرازات من غدد « لبنية » *milk glands* تفتح بواسطة قناة مشتركة في الرحم (شكل ١٢ - ١) وتغر هذه الغدد في دورات نمو متتاليه تصل أقصاها أثناء الحمل . وتتراكم إفرازات الغدد اللبنيه في الرحم وتمتصها بالتالي اليرقات مما يؤدي إلى انتفاخ قناتها الهضمية الوسطى وهذه المحتويات تستفيد منها اليرقات النامية في العمر اليرق الثاني . أما يرقات العمر الثالث فلا تتغذى ومع ذلك تزداد تدريجياً في الحجم . وعندما تنسلخ اليرقات في العمر الثاني ، فإن جليد الإنسلاخ لا يطرح ولكن ينشق فيما بعد بنمو يرقات العمر الثالث وأخيراً ينزع جليد الإنسلاخ ويطرد قبل الولادة مباشرة .

يفتح الجهاز التنفسي في يرقات العمر الأول والثاني بواسطة زوج خلفي من الثغور التنفسية ولكنه يكون أكثر تخصصاً في العمر اليرق الثالث . فتحمل العقلة البطنية الطرفيه فصين ويمر بكل فص ثلاث أشرطة مثقبة طوليا تقود إلى الجهاز القصبي . ويحيط بكل من هذه الثقوب صمام يسمح بدخول الهواء إلى الجهاز القصبي ولكن لا يسمح بخروجه .

وتنتج من العضلات الظهر بطنيه حركات غير مباشرة شبيهة بالضحك ، ويعتقد أن هذه الحركات تمتص الهواء للدخال عبر الثقوب ذات الصمام وتدفعها للأمام بين بطانتى القصبه الهوائية ، وتنقبض العضلات التنفسية من ١٥ - ٢٠ مره في الدقيقه . وعن طريق هذه الوسيله تستطيع اليرقات أن تسحب الهواء من خلال الفتحة التناسليه للأنثى . وفي الأعمار اليرقيه الأولى يمكن الحصول على الأكسجين ولو جزئيا عن طريق الانتشار من الجهاز القصبي للأنثى الذي يتخلل الرحم .

أما في المرحلة التالية من العمر اليرق الثالث فتختفي الصمامات الموجودة في الفصوص عديده الفتحات ويسمح بمرور الهواء في الاتجاهين من خلال الثقوب .

في اليرقات النامية لا يوجد اتصال بين منطقتي القناة الهضمية الوسطى والخلفية وأيضاً تكون فتحة الشرج مغلقة وبالتالي لا تفرغ الفضلات من القناة الهضمية الوسطى . أما الأمعاء الخلفية فتؤدي وظيفة تخزين للفضلات النيتروجينية . وبهذا النظام تمتع اليرقات من تلويث القناة التناسلية للأنثى .

ولا يختلف النمو في حشرات *Pupipara* في أساسه عن النمو الجنيني في *Glossina* ولكن لا يوجد دليل يثبت مرور تيارات الهواء كالتى تم في يرقات *Glossina* .

ولادة الأحياء عن طريق تحجيف الدم Haemocoelous Ulviparity : تختلف الولادة عن طريق تحجيف الدم عن أنواع ولادة الأحياء الأخرى في أن النمو الجنيني يتم في التجويف الدموى للحشرة الأم . ويحدث هذا النوع من الولادة في جميع الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera وفي بعض الحشرات التى تتكاثر في الأطوار الغير كاملة التابعة لفصيلة Cecidomyidae .

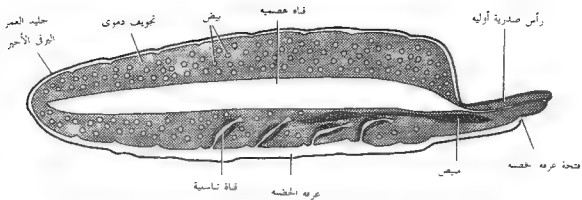
ويوجد في إناث حشرات رتبة Strepsiptera من ٢ إلى ٣ أنابيب مبيضية على جانبي القناة الهضمية الوسطى لا يوجد بها قنوات مبيضية . وتفرز البويضات الناضجة في التجويف الدموى نتيجة تمسك جدار الأنابيب المبيضية . ويبيض جنس *Stylops* فقير جدا في الملح ولكن قد يوجد القليل من الملح في أنواع أخرى مثل جنس *Acroschismus* وتدخل الحيوانات المنوية عن طريق قنوات تناسلية تفتح في الخط الوسطى البطنى للأثنى (شكل ١٢ - ٤) ويكتمل الإخصاب والنمو الجنيني في التجويف الدموى مع إنتقال مواد غذائية من هيولى الحشرة الأم إلى الجنين مباشرة . تقفس اليرقات بداخل تحجيف جسم الأم ونجد طريقها للخارج خلال القنوات التناسلية (Hagan عام ١٩٥١) .

في ذباب جنس *Miastor* (رتبة ثنائية الأجنحة) يتحرر البيض من أكياس مبيضية بسيطة التركيب إلى التجويف الدموى . ويتغذى البيض بواسطة خلايا مغذية خاصة نشأ مستقلة عن البويضات ثم تتغذى من الطبقة الفصلي التى تزداد في السمك وتظهر بها فجوات وعندما تقفس اليرقات تبدأ في التغذية على أنسجة الأم وكذلك على البيض الآخر الذى لم يقفس بعد وأخيراً تخرج اليرقات من خلال شق تصنعه في جدار جسم الأم .

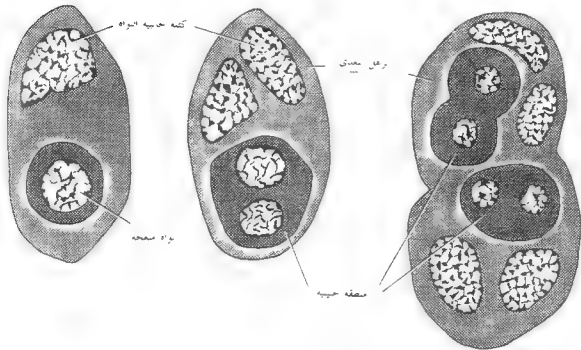
١٢ - ٢ ظاهرة تعدد الأجنحة Polyembryony

في بعض الحالات بدلا من أن يتكون بالبيضة يرقة واحدة يتكون بها يرقتان أو أكثر وتسمى هذه بظاهرة تعدد الأجنة . وتحدث هذه الظاهرة أحيانا في الحشرات التابعة لفصيلة Acridoidea وكذلك في غيرها من المجموع ولكنها منتظمة الحدوث عامة في الحشرات المتطفلة داخليا . ومن أمثلة ذلك في حشرات *Aphelopus theliae* (رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على جنس *Thelia* (رتبة تصفية الأجنحة المتجانسة) وفي العديد من حشرات التابعة لفصيلة Ichneumonidae و Encyrtidae التى تتطفل على بيض ويرقات حشرات رتبة حرشية الأجنحة . وفي *Platygaster* (رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على الحشرات التابعة لفصيلة Cecidomyidae وفي جميع هذه الحالات يكون بيض الطفيل صغير الحجم ونسبة الملح به قليلة جداً حيث يتحصل الجنين على العناصر الغذائية اللازمة له من أنسجة العائل الذى يوجد بداخله .

عند نضج البويضات في *Playgaster hiemalis* ينتج بها جسمان قطبيان يلتحمان معاً وتكرر النواة القطبية Polar nucleus في الحجم مكونة كتلة جانبية النواة paranuclear mass ويرتبط بعض السيتوبلازم بالبيضة مع



(شكل ١٢ - ٤) : قطاع طولى تخطيطى فى النقي من حشرات عن كلافوس سنة ١٩٤٠ .

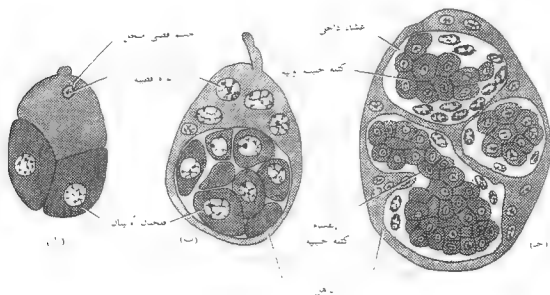


شكل (١٢ - ٥) : مراحل نمو ميكرو *Platyaster hienali* موضعاً تكوّن منطقتي جنينيتي في بيضة واحدة عن جوهانس وبت *Johannsen and Butt* سنة ١٩٤١ .

هذه الكتلة ويكون الرهل المغذى *trophamnion* أما بقية السيتوبلازم فيرتبط مع النواة المندمجة *fusion nucleus* ويكون منطقة جنينية *embryonic region* . ويحيط الرهل المغذى بالمنطقة الجنينية وتنقسم الكتلة جانبية النواة وفي نفس الوقت تبدأ الانقسامات التفلجية في المنطقة ولكن بعد الانقسام الثاني تنقسم المنطقة كلها إلى نصفين وبذلك يتكون جنينان (شكل ١٢ - ٥) . وتغر العناصر الغذائية من المائل إلى الجنين من خلال الرهل المغذى ولكن فيه بعد تمتص الكتلة جانبية النواة ويظهر الرهل المغذى كغشاء رقيق جداً . ويحدث في بيض *P. vernalis* عدة إنقسامات في المنطقة الجنينية ويتكون ثمانية أجنة في كل بيضة .

وتم عمليات مماثلة ولكنها تكون أكثر كثافة في بيض حشرات *Litomastrix* (رتبة غشائية الأجنحة) التي تتطفل على فراشة *Plusia*. ينتج بالبيضة الناضجة ثلاث أجسام قطبية، إثنان منهما يلتصقان ليكونا النواه القطبية والثالثة تتحلل (شكل ١٢ - ١٦). وتنقسم نواه الزيتوت والسيترولازم المرتبط بها ويتكون من ذلك فلجتان أوليتان blastomeres يحيط بهما الرهل المغذى. ويتعدد إنقسامات تالية ينتج أكثر من ٢٠٠ فلجة أولية يتخذ بعضها شكلا مغزليا ويضغظ بين الآخرين ليكون غشاء داخل دو أنوية يقسم المنطقة الجنينية من ١٥ - ٢٠ كتلة جنينية أولية تضم كل منها ٥٠ فلجة أولية (١٢ - ٦ ج). تستمر هذه الخلايا في الإنقسام ويزداد انقسام الكتل الجنينية إلى كتل جنينية ثانوية وثالثة بواسطة غوات نحو الداخل للبطقة الداخلية والرهل المغذى. وأخيراً تنقسم الكتل الثالثة، التي قد تنفصل عن بعضها لتكون أجنة قد ينشأ منها ألف أو أكثر من بيضة واحدة.

وتزيد ظاهرة تعدد الأجنة الكفاءة التناسلية للحشرة ولكن التأثير الكلى لا يزيد عن الكفاءة التناسلية للأجناس وحيدة الأجنة لأن الحشرة التي تمتاز بصفة تعدد الأجنة تضع عدداً أقل من البيض. وقد يُسهل تعدد الأجنة بقاء النوع حيث يقضى فترة طويلة من عمره كطفيل ويكون معرضاً خلالها لردود فعل مختلفة من العائل (كلاوزن, Clausen, سنة ١٩٤٠).



شكل (١٢ - ٦): مراحل مبكرة في نمو *Litomastrix*.

(عن جوهانسون وبات Johansson and Butt سنة ١٩٤١)

١٢ - ٣ التكاثر البكرى Parthenogenesis

تعرف ظاهرة نمو البيض دون إخصابه بالتكاثر البكرى. ففي العديد من أنواع الحشرات تلجأ الأنثى إلى التكاثر البكرى في حالة فشلها في العثور على الذكر ولكن في حشرات أخرى تعتبر ظاهرة التكاثر البكرى وسيلة أساسية للتناسل. وقد سجلت في جميع رتب الحشرات فيما عدا رتب الرعاشات، جلدية الأجنحة، شبكية الأجنحة

وغافية الأجنحة ويتوقف جنس الحشرة الناتجة من البويضة الغير مخصبة على ميكانيكية تميز الجنس وسلوك الكروموسومات عند الإنقسام الإختزالى لنواة البويضة . وفي معظم الحشرات تختير الإناث متجانسة الجاميطات homogametic أى (XX) والذكور غير متجانسة الجاميطات heterogametic أى (XO) أو (XY) وبشد عن ذلك حشرات رتبة حرشفية الأجنحة حيث تكون الإناث هى المحتوية على الجاميطات الغير متجانسة (Kerr, ١٩٦٢) . إذن فالبيض الغير مخصب لمعظم الحشرات يحتوى فقط على كروموسومات X لأن كروموسوم Y يأتى فقط عن الذكر وإحتواء البويضة على واحد أو اثنين من كروموسوم X ، أى إذا كانت فردية haploid أو زوجية الصبغيات diploid متوقفة على سلوك الكروموسومات فى الأنقسام الإختزالى . أحياناً لا يحدث الإنقسام الإختزالى reduction division أو على الإختزال مضاعفة عدد الكروموسومات بحيث يحتفظ بالعدد الزوجى للصبغيات والتركيب X X للبويضة . هذا البيض ينتج إناث أما البيض الذى يحدث فيه الإنقسام الإختزالى العادى ولا يتم فيه مضاعفة للكروموسومات فيستمر فردى الصبغيات وباستمرار تطور هذا البيض ينتج منه ذكور .. والذكور فردية الصبغيات مميزة لبعض المجموع الحشرية .

ويمكن أن يصنف التكاثر البكرى تبعاً لسلوك الكروموسومات فى إنقسام النضج maturation division للبويضة إلى الأنواع الآتية :

١ - تكاثر بكرى بالإنقسام الإختزالى haplo-diploidy : وفيه يحدث الإنقسام الإختزالى بالبويضة . والبيض المخصب ينشأ منه إناث أما البيض الغير مخصب فينشأ منه ذكور وهذه ظاهرة منتشرة فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة وبعض المجموع الأخرى .

٢ - تكاثر بكرى بالإنقسام المباشر Parthenogenesis (ameiotic) apomictic : لا يحدث به إختزال للكروموسومات وبالتالي النسل الناتج يحمل به المكونات الوراثية المميزة للأُم وجميع أفرادها من الإناث وهذه الظاهرة شائعة فى الصراصير والخن .

٣ - تكاثر بكرى بالإنقسام الذاتى automictic (meiotic) parthenogenesis : ويحدث الإنقسام الإختزالى المعروف ولكن يليه اندماج نواتين وبالتالي تستعيد الكروموسومات العدد الزوجى للصبغيات فمثلاً تتحد نواة الأنثى الابتدائية مع النواة القطبية الثانية أو تتحد نواتان من الأنوية التفلجية . وهذا النوع من التكاثر ينشأ منه إناث فقط .

فى جنس *Solenobia* (رتبة حرشفية الأجنحة) يتحد زوج من أنوية التفلج بعد الإنقسام التفلجى الثانى .

ويوجد حالة شاذة فى جنس *Moraba* (رتبة مستقيمة الأجنحة) حيث يتضاعف فيها عدد الكروموسومات قبل الإنقسام الإختزالى وبالتالي عند نهاية الإنقسام الإختزالى يستعاد العدد الزوجى للصبغيات . وهذا النوع من التكاثر ينشأ منه إناث فقط ويحدث فى *Phasids, Coccids and Psychids* .

وهناك طريقة أخرى لتصنيف التكاثر البكرى للجنس الذى ينشأ عنه حيث يقسم إلى :

إنتاج ذكور فقط ويعرف بـ : Arrhenotoky

إنتاج إناث فقط ويعرف بـ : Thelytoky

إنتاج الجنسين ويعرف بـ : Amphitoky

١٢ - ٣ - ١ إنتاج ذكور فقط

ينتج التكاثر البكرى الإختياري ذكور فقط ، حيث إن حدوث إخصاب أو عدم إخصاب البيضة ، صفة مميزة لقليل من مجاميع الحشرات فهي تتم مثلا في رتبة غشائية الأجنحة وبعض حشرات هديه الأجنحة و Coccidae و Iceryni وبعض الذباب الأبيض Aleurodidae وفي خنافس Micrmalthus . في جميع هذه الحالات يكون البيض الغير مخصب فردى الصبغيات وينشأ عنه ذكور .

وفي حشرات غشائية الأجنحة ، تتحكم الأنثى في إخصاب أو عدم إخصاب البيض وذلك عن طريق التحكم في إطلاق حيوانات متوية من القابلة المنوية أثناء مرور البيض خلال قناة المبيض . والعوامل المنبهة التي تحث الأنثى على منع خروج الحيوانات المنوية غير معروفة بالتحديد ، ولكن في النحل من جنس Apis يعتبر الموسم وأعداد خلايا الحضنة brood cells التي تضع الأنثى فيها بيضها من العوامل المحددة لذلك .

وفي حشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة يكون لحجم العائل غالبا أهميته حيث أن البيض الصغير غير الخصب يكون موجودا في عائل صغير (شومار , Shoumar) عام ١٩٦٦ . ومن المراجع التي تناقش إنتاج ذكور فردية الصبغيات في رتبة غشائية الأجنحة : (وايت White عام ١٩٦٢) ، (كير Kerr عام ١٩٤٥) ، (هويتنج Whiting عام ١٩٥٤) .

وفي حشرات البق الدقيق Icerya purchasi نجد أنه بجانب بعض الذكور فردية الصبغيات ، فمعظم أعداد الحشرات البالغة تنتج أفرادا خناثا harmephrodites وهي عبارة عن افراد زوجية الصبغيات وبها مبايض زوجية الصبغيات وايضا خصيات فردية الصبغيات . ولا توجد أناث حقيقية . ومنذ فقس اليرقة التي سوف تعطى فرداً غثا تكون جميع خلاياها زوجية الصبغيات وبعد فترة تظهر أنوية فردية الصبغيات بالغدد التناسلية وهذه الأنوية تنقل اللب الذي منه تنشأ الخصية حيث يحيط بها المبيض . يتم الانقسام الاختزالي العادي في البويضات ولكن لا يحدث هذا الانقسام بالخلايا المنوية . وعادة تكون الأفراد الخناث ذاتية الإخصاب ولكن يمكن أن تلقح بواسطة أحد الذكور . ولا يتم الإخصاب الخلطي بين الأفراد الخناث والقليل فقط من البيض الذي لا يخصب ينشأ منه ذكور .

١٢ - ٣ - ٢ إنتاج إناث فقط

إنتاج الإناث عن طريق التكاثر البكرى هو النوع الأكثر شيوعا في كثير من أجناس الحشرات التي تتكاثر بكريا ومعلوم جنوده في العديد من افراد فصيلة Acrididae (هاميلتون Hamiltomn عام ١٩٥٥) . فإناث الجراد في جنس Schistocerca الغير ملقحة تعيش فترة أطول من الإناث الملقحة ولكنها تضع تقريبا نفس اعداد البيض . ومعظم هذا البيض يبدأ في النمو الجنيني ولكن حوالي ٢٥٪ منه فقط يفقس وبالإضافة إلى ذلك نسبة الموت تكون مرتفعة بالعمر اليرقي الأول . إذن فحيويه البيض الغير مخصب أقل بكثير من حيويه البيض المخصب ولكن مع ذلك

يمكن تربية جنس *Schistocerca* لسته أجيال متتالية عن طريق التكاثر البكرى ويدلو أن البيض الذى يستمر نموه هو ذلك الذى تضاعف فيه الكروموسومات بعد الإنقسام الأختزالى . وكذلك فى الصراصير ، فالأنثى الغير ملفحة تعيش مدة أطول وتضع عدداً أقل من البيض عن الإناث الملفحة ولكن البيض يكون ضعيف الحيويه (روث وويس ، Roth and Willis) عام ١٩٥٦) . فى جنس *Bombyx* تختلف قابلية الحشرات للتكاثر البكرى المؤقت فى الأنواع المختلفة .

وفى حشرات أخرى يتم انتاج الإناث بالتكاثر البكرى بصفه منتظمة ، فمثلا فى جنس *Carausius* وبعض حشرات هدية الأجنحة تكون الذكور نادرة الوجود ، وتتكاثر معظم العشيرة تكاثرا بكريا . أحيانا كما فى بعض الحشرات التابعة لجنس *Psychidae* و *Coccidae* توجد سلالة تتكاثر بكريا بجانب سلالة ثنائية الجنس .

إذاً فى جنس *Lecanium* (رتبة نصفية الأجنحة المتجانسه) توجد سلالة كلها من الإناث التى تتناسل بالإنقسام المباشر apomictically وسلالة أخرى تضم الجنسين ويظهر بها التكاثر البكرى بانتاج الإناث إختيارياً . فى هذه الحالة البيض المخصب قد ينشأ منه ذكور أو إناث أما البيض الغير مخصب فينمو بالإنقسام الذاتي وينشأ منه إناث فقط ، عادة توجد مثل هذه السلالات فى مناطق بيئية مختلفة ، فمثلا فى السوس *Otiorrhynchus dubius* . توجد سلالة تتكاثر بكريا فى شمال أوروبا وسلالة تحتوي على الجنسين فى وسط أوروبا ، وظاهرة التكاثر البكرى تكون عادة أكثر شيوعا فى الشمال عن الجنوب فمثلا ٧٥٪ من افراد خنافس *Otiorrhynchus dubius* تتكاثر بكريا فى بلاد سكندنافيا فى حين أن ٢٨٪ منها فقط يتناسل بهذه الوسيله فى منطقة ألب النمسا .

ويتم التكاثر البكرى بانتاج الإناث فى القليل من حشرات حرشفية الأجنحة مثل جنس *Solenobia* وهذا يثير السؤال الخاص بتحديد الجنس حيث أن إناث حرشفية الأجنحة غير متجانسة الجاميطات . فانتاج الإناث فى هذه الحالة يكون نتيجة لمرور الكروموسوم X إلى الجسم القطبى عند النضج بحيث يتبقى فقط كروموسوم Y بالبيضة ، أو أن نواتين قطبيتين قد تتحدان لتعطيان انثى بها التركيب XY أو XO فى حين أن نواه البيضة تتحلل . ويوجد إقتراح مختلف تماما يقترح أن الإناث تكون متجانسه الكروموسومات أى (YY) وبالتالي تكون قادرة فقط على انتاج إناث (وايت عام ١٩٥٤) ، (ساومولينين ، Sounolainen عام ١٩٦٢) .

ويحدث إنتاج الإناث بكريا فى أنواع كثير من الحشرات ويعتقد أنه يحدث فى كثيره من المناسبات ، نتيجة الانقسام البكرى المباشر أو الانقسام البكرى الذاتى وفى الغالب يمتاز عن التكاثر الذى يتم بإخصاب البيض بأن الأنثى تقتضى وقتها فى التغذية والتكاثر ولا تفقد وقتها فى البحث عن الذكر . وحيث أن التعداد الكلى من الإناث فالكفاءة التناسليه تكون أعلى بكثير عنها فى حالة وجود نصف التعداد من الذكور . لكن هذه الامتيازات تتعادل بغياب إعادة الخلط الوراثى الذى يتم عند التزاوج والتأثير الطويل المدى الناشئ من إنتاج الإناث فقط ، فى الكثير من الحالات يمنع على الأقل نوعا معينا من الحشرات من التأقلم بالتغيرات البيئية بحيث يكون مصيرها الموت أو الرجوع إلى التكاثر الجنسى .

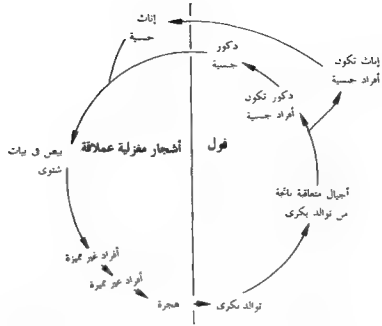
تجمع أنواع عديدة من الحشرات بين إماتيزات التكاثر البكرى مع امتيازات التكاثر الجنسي وذلك بواسطة تبادل الأجيال . على سبيل المثال فالحشرات التابعة لفصيلة Cynipidae وهي عادة ثنائية الجيل يتم فيها تبادل الأجيال في النسبة حيث يتكاثر جيلا تكاثراً بكرياً مع جيل آخر يتكاثر تكاثراً جنسياً . فمثلاً في حشرات *Neuroterus lenticularis* (رتبة غشائية الأجنحة) يتكون حوصلات بالسطح السفلى لأوراق شجر البلوط الذى تبيت فيه الحشرات في فترة الشتاء . وتظهر الإناث في الربيع وتبدأ في وضع البيض ويحدث في بعض البيض انقسام إختزالى . ونظراً لغياب الذكور لا يحدث لإخصاب ، فيكون البيض عندئذ فردى الصبغيات وينشأ منه ذكور . وتضع إناث أخرى بيضا ولكن لا يحدث فيه الإنقسام الإختزالى وينشأ من هذا البيض إناث وبهذه الوسيلة ينشأ جيل ثانى به ذكور وإناث ويتم التزاوج بينهما . وتضع الإناث بيضا مخصباً سينشأ منه إناث جيل فصل الربيع التالى .

وفى المن توجد ظاهرة تبادل أجيال بصورة أكثر تعقيداً حيث تتكاثر بكرياً لعدة أجيال خلال فصل الصيف (شكل ١٢ - ٧) كما فى *Aphis fabae* ويحدث تبادل للعوائل النباتية ، فالجيل الأول يخرج في فصل الربيع من بيض تم يدخل في التشبية في فصل الشتاء على أشجار Spindle والأفراد الناشئة من هذا البيض تكون كلها من الإناث Fundatrices التى قد تنتج بيضا يخرج فيه جيل أو أكثر أفراد عديمه الأجنحة تسمى Fundatrigeniae قل ظهور جيل حشرات مجنحة مهاجرة migrants . وهذه الأفراد تهاجر إلى نباتات الفول وتنتج منها افراد غير مجنحة وتعرف باسم alienicolae الذى قد يوجد منها عدة أجيال متعاقبة وأخيراً ينشأ من هذه الأفراد نوع مختلط الجنس Sexuparae بعضها مجنح وتعود إلى اشجار Spindle والبعض الآخر غير مجنح . الافراد الأولى تنتج ذرية كلها من الإناث الغير مجنحة في حين أن الافراد الثانية تنتج ذرية كلها من الذكور المجنحة وينضم الجنسين ويتم التزاوج بينهما ثم تضع الإناث بيضا تم تشييته خلال فصل الشتاء .

إذا فجميع أجيال المن تتكاثر بكرياً وتنتج إناثاً ما عدا الجيل الأخير فقط الذى يتكاثر جنسياً . في بعض الأنحاس مثل *Tetraneura* ينتج صنف واحد مختلط الجنس وهذه الأفراد تنتج الجنسين الذكور والإناث بظاهرة الأزدواج الجنسي amphitoky .

وتنشأ إناث المن بالإنقسام البكرى الذاتى (ليز , Lees عام ١٩٦٦) . في حين أن ذكور المن تنتج نتيجة فقد كروموسوم X إلى جسم قطعى عند الإنقسام الإختزالى ، ولو أنه لا يحدث نقص الفلجيات الأولية Autosomes . إذاً تحصل البيضة على تركيب XO المميز للذكر . ويتحكم في الذكور عوامل بيئية ولكن من غير المعروف كيفية تحكم البيئة في سلوك الكروموسومات (ليز , Lees عام ١٩٦٦) . ومراحل تكوين الحيوانات المنوية في ذكور المن يميزه فمن المحقق أن جميع البيض المخصب ينتج إناث . وعند الإنقسام الإختزالى الأول يتكون نوعان من الخلايا المنوية ، بعضها به كروموسوم X والبعض الآخر بدون . تتحلل الأخيرة ويتبقى فقط المحتوية على الكروموسوم X الذى يدخل في الإنقسام الإختزالى الثانى مكوناً الحيوان المنوى . وبالتالي عند إخصابه للبيضة ينشأ منها إناث فقط .

وبمئات تكاثر حشرات المن بأنه سريع جدا ويشمل التكاثر البكرى مع ولاده أحياء وكذلك تكاثر الأطوار الغير كامله بحيث تكون الأجيال المتتالية متداخلة . في المناطق الاستوائية نظر لاستمرار الظروف البيئية الملائمة قد يتكاثر المن بكرياً باستمرار بدون تدخل التكاثر الجُنسى .



شكل (١٤ - ٧) : تبادل الأجيال الجنسية والبكرية في المن من جنس *Aphis* . (عن إيمز Imms عام ١٩٥٧) .

ويحدث هذا أيضا في الحشرات التابعة لفصيلة *Cecidomyidae* حيث تتداخل الأجيال .

١٢ - تكاثر الأطوار الغير كاملة *Paedogenesis*

أحيانا تنضج الأطوار الغير كاملة للحشرات مبكرا وتستطيع أن تتكاثر ، هذه الظاهرة تسمى *Paedogenesis* أى تكاثر الأطوار الغير كاملة . تنشأ هذه الظاهرة نتيجة عدم توازن هرموني ومعظم الحشرات التى تتكاثر فيها الأطوار الغير بالغة تشمل تكاثر بكرى وولاده أحياء . ويبدأ نمو الذرية الناتجة من تكاثر الأطوار الغير كاملة عادة في طور اليرقة ، وهذه الحشرات يمكن أن تقسم حسب الطور الحشرى الذى يضع الذرية . على سبيل المثال يرقات حنسى *Micromalthus* و *Miastor* تلد يرقات أو أحيانا قد تضع بيضا .

تكاثر الاطوار الغير كاملة في ذباب جنس *Miastor* يتم تحت الظروف الغذائية الجيدة جدا أو السيئة جدا . تتحرر اليرقات الصغيره للطور اليرق المتناسل لذبذب *Miastor* في تجويف الجسم وتبدأ في التغذية على أنسجه الأم وفي آخر الأمر تخرج من جدار جسم الأم . وتحت الظروف الغذائية المناسبه تتطور الذرية إلى حشرات كامله .

أما في جنس *Macromalthus* فلديها خمسة أشكال تناسليه : حشرات كامله من ذكور بالغة وإناث بالغة ، أو ذكور ناتجه ليرقات ، أو إناث ناتجه ليرقات أو يرقات ناتجه لذكور وإناث . في هذا الجنس يوجد تطور خاص يعرف *heteromorphosis* أو يختلف الشكل (شكل ١٢ - ٨) . فالشكل الناشئ من البيضة ويسمى التالى *triungulin* ينسلخ ليعطى يرقة عديمه الأرجل التى قد تنمو بإحدى الطرق الآتية .

الفصل الثالث عشر الفقس والنمو بعد الجنيني

HATCHING AND POSTEMBRYONIC

DEVELOPMENT

تقوم اليرقة بعد اكتمال نموها بداخل البيضة بشئ أغشية البيضة وقد يكون لديها أداة خاصة للقيام بهذه المهمة .
وأثناء الفقس أو بعده مباشرة تطرح كثير من الحشرات جليدها الجنيني .

بعد الفقس تبدأ اليرقة في التغذية والنمو ، وبما أن درجة تمدد الجليد محدودة فإنه لابد أن يتحلل مرحلة النمو عدداً من الإنسلاخات . ويتفاوت عدد مرات الإنسلاخ في الحشرات المختلفة وعادة يقل عددها في الحشرات الأكثر تقدماً وعموماً تزداد وزن الحشرة تدريجياً . والمقاييس الطولية لجسم الحشرة قد يزداد في خطوات متوافقة مع الإنسلاخات أو قد تكون تقريباً مستمرة إذا كان تركيب جدار الجسم غشائى كما هو الحال في كثير من اليرقات .
بما أن مناطق الجسم تنمو بمعدلات مختلفة فبالنظر لا يمكن توضيح النمو بعلاقة رياضية بسيطة ، حيث أن نمو طبقة البشرة epidermis والأعضاء الداخلية قد يستلزم زيادة في حجم الخلية أو زيادة في عدد الخلايا .

ويشمل النمو من الشكل اليرقى إلى الحشرة الكاملة عدة درجات من التطور وفي كثير من الحشرات يرتبط الشكل اليرقى بشكل الحشرة الكاملة بواسطة بعض الاعتبارات المورفولوجية ولكن في أحيان أخرى يوجد طور العنقاء الذى يتوسط العمر اليرقى الأخير والطور الكامل ، وهذا الطور يسمح بتحول كبير في الشكل والسلوك بين اليرقة والحشرة الكاملة في هذه الحالة قد تتخذ اليرقات عدة أشكال ، أحيانا تغير اليرقة من سلوكها أو البيئة التى تعيش فيها أثناء فترة حياتها ويلزم ذلك تغير في الشكل وتعرف هذه الظاهرة بالتحول غير المتجانس heteromorphosis .

HATCHING الفقس

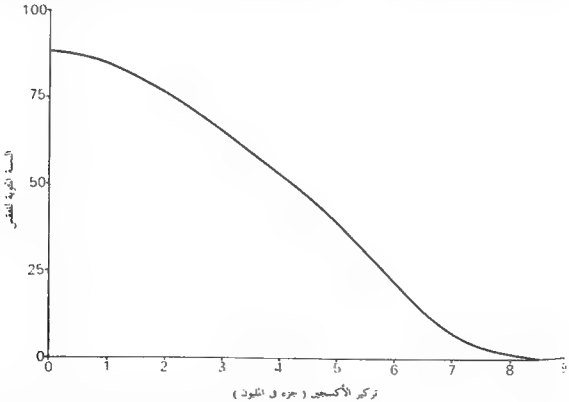
١٣ - ١ الخروج من البيضة *Escape from the egg*

١٣ - ١ - ١ منبهات الفقس

تخرج اليرقة كاملة التكوين من البيضة عن طريق تمرير كل من الغشاء المحي والجليد المصل في حالة وجوده

وقشرة البيض . المبيات التي تنبه الفقس غالباً غير معروفة وفي كثير من الحالات يتم الفقس في أى وقت يكون الجنين مستعد لذلك حتى أنه في بعض الحالات يمكن لبعض العوامل المنبهة الخارجية أن تؤثر على الفقس . فوجد مثلاً أن بيض الجراد من جنس *Schistocerca* يفقس أساساً عند شروق الشمس (هونتر - جونز (Hunter-Jones عام ١٩٦٦) . وبيض جنس *Epithea* (رتبة الرعاشات) يفقس عند غروب الشمس (كوربت (Corbet عام ١٩٦٢) .

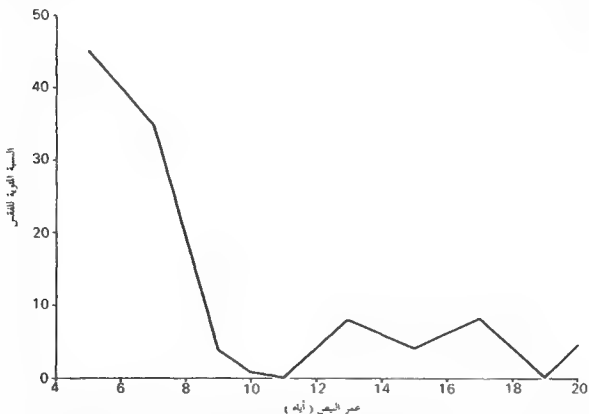
في بعض الحالات توجد تنبيهات خاصة للفقس فمثلاً بيض أنواع جنس *Lestes* (رتبة الرعاشات) يفقس عند بلل البيض بشرط أن تكون درجة الحرارة أعلى من درجة معينة ويفقس بيض بعوض *Aedes* عند غمرة في ماء مزال منه الأكسجين ، كلما قل جهد الأكسجين زادت نسبة الفقس (شكل ١٣ - ١) وتختلف الإستجابة باختلاف عمر البيضة فتكون اليرقات أكثر حساسية بعد اكتمال نموها وفي هذه الحالة يتم الفقس حتى في الماء المشبع بالأكسجين (شكل ١٣ - ٢) . ولكن إذا لم يبلل البيض لفترة فيتم الفقس فقط عند الانخفاض الشديد في معدل الأكسجين ويستشعر انخفاض معدل الأكسجين مركز حسي بمنطقة الرأس أو الصدر وأقصى درجة حساسية تتزامن مع فترة نشاط قصوى للجهاز العصبي المركزي بدلالة تركيز مادة الاستيل كولين . ولانخفاض معدل الأكسجين تأثير عكسي تماماً على فقس اليرقات من بيض *Agabus* الذي يتم فقط في ماء غنى بالأكسجين ، (جاكسون Jackson عام ١٩٥٨) .



شكل (١٣ - ١) : النسبة المئوية للفقس في بيض بعوضة *Aedes* الذي يوضع في الماء المحوى على نسب مختلفة من تركيزات الأكسجين وتركيزات ذريرة سببه من ٩٠ - ١٠٠٪ (عن كليمتس ١٩٦٣) .

ومن ضمن الحشرات الأرضية جنس *Dermatobia* (رتبة ثنائية الأجنحة) التي ينه دفء جسم العائل بيضها للفقس في حين أنه في بيض النطايط نجد أن قفس بيضة وخروج يرقة منها يؤدي ميكانيكياً إلى إزعاج غيرها من البيض بنفس الكتلة ويجبرها للفقس، وبالتالي يفقس بيض الكتلة الواحدة تقريباً في وقت متقارب جداً (أوفاروف Uvarov عام ١٩٦٦).

كذلك تعتبر درجات الحرارة المناسبة أساسية لفقس بيض جميع أنواع الحشرات ويوجد حد معين لانخفاض درجة الحرارة عنده لا يتم الفقس وتختلف الدرجة باختلاف الحشرات فتكون حوالي ٨° م في بق *Cimex*، ١٣° م في *Oncopeltus* و ٢٠° م في الجراد من جنس *Schistocerca*. ويلاحظ أن درجات الحرارة الملائمة لفقس البيض تختلف عن درجة الحرارة الملائمة لإكمال النمو الجنيني، فقد ترتفع عنها كما في جنس *Cimex* (١٣° م) أو تقل عنها كما في جنس *Schistocerca* (حوالي ١٥° م). وفشل الفقس في درجات الحرارة المنخفضة قد يكون له علاقة بقلّة نشاط اليرقة. فمثلاً يرقات جراد *Schistocerca* حديثة الفقس تكون عادة غير طبيعية النشاط في درجة حرارة أقل من ١٧° م ويستمر نشاط الحشرة ببطء في درجة الحرارة أقل من ٢٧° م (حسين Hussein) عام ١٩٣٧). وعادة يقل نشاط البق من جنس *Cimex* في درجة حرارة أقل من ١١° م. بالإضافة إلى ذلك فإن درجات الحرارة لا بد أن ترتفع إلى حد معين حتى تستطيع الأنزيمات الهاضمة لطبقة الجليد المصلي القيام بوظيفتها بكفاءة.



شكل (١٣ - ٢): نسبة الفقس المئوية لبيض بعوضة *Aedes* في أعمار مختلفة تحت ظروف غير نموذجية حل الماء للشع بالفراء الذائب. فقد حدثت الولاات الصغيرة السن تحت هذه الظروف، الولاات التي استمر وجودها في الماء الفقير في الفراء لبعض الوقت لتشميعها على الفق.

تنشق معظم الحشرات طريقها من البيضة عن طريق ابتلاع السائل الرهلي مما يؤدي إلى زيادة حجمها ثم عن طريق دفع الدم إلى الأمام بواسطة انقباضات البطن وبالتالي تبذل منطقة الرأس ضغطاً على قشرة البيضة . قد تزيد الحشرة أحياناً عن حجمها من طريق ابتلاع الهواء الذي ينفذ من قشرة البيضة أو الذي يدخل بداخلها عقب التمزق الأولي لأغلفة البيضة . وتوجد في جنس *Acheta* عضلات خاصة في جسم اليرقة تساعد على عملية ضخ الدم وهذه العضلات تتحلل بعد الفقس . ويلاحظ أنه توجد عضلات مماثلة في حشرات أخرى تكون فعالة فقط وقت الإنسلاخ .

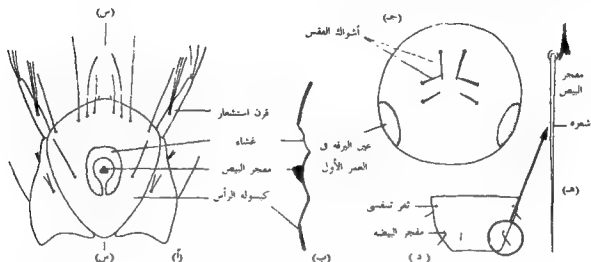
قد تنشق قشرة البيض بأسلوب غير منتظم معتمدة على المكان الذي تم به الضغط الداخلي فمثلاً في جنس *Agabus* يظهر شق طولي بقشرة البيضة وفي حالات أخرى تنشق قشرة البيضة على طول خط ضعف كالذي يشاهد في خطوط الفقس الطولية في *Calliphora* أو عند نقطة اتصال جسم قشرة البيضة مع غطاء البيضة كما في رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة . وفي بيض البعوض من جنس *Aedes* يوجد خط ضعف في طبقة الجليد المصل ومنه يمتد شق بطريقة سلبية بقشرة البيضة وربما يكون ذلك بسبب شدة الاتصال بين طبقة المصلي وقشرة البيض (جادسون وهوكاما, Judson and Hokama عام ١٩٦٣) .

وقد تم عملية الفقس في كثير من بيض الحشرات بمساعدة من أعضاء جليدية توجد عادة على منطقة الرأس ، وتسمى بمفجرات البيضة egg busters . وقد توجد هذه الأعضاء على جليد الرأس الجنيني في رتب الرعاشات ، مستقيمة الأجنحة ، نصفية الأجنحة غير المتجانسة ، شبكية الأجنحة و Trichoptera أو قد توجد على جليد اليرقات بالمر الأول في الحشرات التابعة لرتبة البراغيث Siphonaptera وفصيلة Carabidae وتحت رتبة Nematocera وتختلف أشكال مفجرات البيضة فمثلاً في فصيلة Pentatomidae تأخذ هيئة سن مركزي على شكل حرف Y أو T . وأحياناً كما في البراغيث والبعوض وذباب جنس Glossina قد يوجد السن في منخفض عشائي يمكن إنتصابه نتيجة زيادة ضغط الدم به (شكل ١٣ - ١٣ ، ب) . في جنس *Agabus* يوجد مفجر البيضة على هيئة شوكة Spine على جانبي الرأس أما في Cimicomorpha فيوجد صف من الأشواك على جانبي الوجه يمتد بين العين والشفة العليا (شكل ١٣ - ٣) . وفي جنس *Polyptax* من رتبة Siphunculata يوجد بها زوج من الأشواك ذات نصل رمحي الشكل ينشأ من انقباضات ، أما في القمل من جنس *Pediculus* فيوجد به خمسة أزواج من هذه الأنصال وفي جنس *Haematopinus* يوجد من ٩ أو ١٠ أزواج .

في كثير من الحشرات التابعة لتحت رتبة Polyphaga توجد مفجرات البيضة على العقل الصدرية أو البطنية لليرقات بالمر الأول (فان إمدن Van Emden عام ١٩٤٦) . فمثلاً في جنس *Meligethes* يوجد سن على كل جانب العقل الصدرية الأولية الوسطى والخلفية في حين أن يرقات Tenebrionids يوجد بها سن صغير على كل جانب من ترجات العقل الصدرية الأولية الوسطى والخلفية وكذلك على الحلقات البطنية من الأول إلى الثامنة (شكل ١٣ - ٣ ، د) .

وكيفية قيام مفجرات البيض بوظائفها غير واضحة بالضبط . ويعتقد (جاكسون Jackson عام ١٩٥٨) . أنه في جنس *Agabus* حيث تكون قشرة البيض ضعيفة تكون مفجرات البيض غير فعالة بها . وفي حالات أخرى

تستخدم مفجرات البيض في الضغط الداخلي على قشرة البيضة إلى أن تتمكن من ثقبها ثم يحدث شق بواسطة حركات ضاغطة مناسبة بواسطة الرأس . وتستغل يرقات جنس *Dacus* (رتبة ثنائية الأجنحة) خطاطيف الفم بطريقة مماثلة لمفجرات البيضة حيث تكرر إبرازها إلى أن تتمكن من قطع قشرة البيض (أندرسون D. T. Anderson, عام ١٩٦٢) . ويستعمل النصل الرعي في حشرات *Polyptax* وكذلك الأشواك في البق من جنس *Cimex* بنفس الأسلوب لإحداث قطع في الغشاء المخي ثم يتم كسر قشرة البيضة نتيجة لقوة الدفع (سيكس ويجلزورث Siks and Wigglesworth, عام ١٩٣١) .



شكل (١٣ - ١٤) : مفجر البيضة (أ) رأس العمر اليرق الأول *1st instar* (ب) رسم توضيحي لقطاع رأسي خلال (أ) حتى الخط من (ج) رأس الجنين لحشرة *Rhinocons* حيث يرى الجنين (د) منظر ظهري للحلقة البطنية الخامسة للعمر اليرق الأول لحشرة *Tenedris* تنبرو (هـ) شعرة ومفجرة البيضة مكبرة (عن مارشال ١٩٣٨ ، سوث وود ١٩٥٦ ، ولان إمدن عام ١٩٤٦) .

في الحشرات التابعة لفصيلة *Acrididae* يوجد بمنطقة العنق منطقة غشائية رقيقة وتكون هذه المنطقة قابلة للتمدد من الجهة الظهرية نتيجة ضخ الدم بها . وتحدث هذه الإنتفاضات العنقية ضغطاً على الجليد المصلي الذي يكون في هذه الحشرات العائلي الأساسي لعملية الفقس ، حيث يحدث تشقق بقشرة البيض كنتيجة انتفاخ الجنين أثناء نموه كذلك في هذه المجموعة من الحشرات وربما أيضاً في رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة التي تمتاز بوجود طبقة سيكية من الجليد المصلي يساعد في الفقس افراز إنزيم بواسطة الأرجل البلورية الذي يقوم بهضم طبقة الجليد المصلي الداخلي *Serosal endocuticle* .

وعند الفقس تلجأ يرقات حشرية الأجنحة إلى قرض قشرة البيض بواسطة أجزاء الفم وبعد الفقس تستمر في التغذية عليها ولا يتبقى منها سوى الجزء القاعدي فقط . في *Pieris brassicae* حيث يوضع البيض في مجاميع قد تقوم اليرقة حديثة الفقس بقرض قمة البيض المجاور لها الذي لم يفقس (ديفيد وجاردينر David and Gardiner, عام ١٩٦٢) .

وعندما يتم وضع البيض داخل كيس بيض فينبغي على اليرقات حديثة الفقس أن تخرج منه بعد التحرر من قشرة البيضة . فمثلاً في الصراصير من جنس *Blattaria* ينشق كيس البيض قبل الفقس بسبب انتفاخ البيض وعند فقس بيض الجراد *Acridids* تتمكن اليرقات من التسلل خلال المادة الرغوية التي تكسو كتلة البيض وتكون اليرقات مغلقة بالجليد الجنيني ، وفي هذه الحشرات تنمو العضلات الطولية الظهرية بصورة متخصصة لتسهيل خروج الحشرات بدليل أنه ليس لهذه العضلات أى وظيفة بعد الفقس (توماس Thomas عام ١٩٥٤) . كذلك يساعد الانتفاخ العنقى حركة اليرقات فائتاء إندفاع الرأس في الشق الضيق يكون الانتفاخ منكماش ثم يتمدد ليعطى وسيلة يتمكن بواسطتها سحب البطن . عند خروج اليرقات من البيض فتكون متجهة إلى أعلى ثم تتحرك على الخط الأقل مقاومة . وتخرج حشرات فرس النسي من كيس البيض بأسلوب مماثل .

١٣ - ٢ الإنسلاخ الوسطى *Intermediate moult*

في الحشرات التي تقتنى جليداً جنينياً يفصل هذا الجليد قبل الفقس بفترة قصيرة عن طبقة فوق الجليد التي توجد بأسفله ، ولكن لا يتم طرحه ، وبالتالي عند الفقس تعرف اليرقة بأنها في الطور التمهيدى الأول *Pharate first instar* ويتم إنتزاع الجليد أثناء الفقس أو بعده مباشرة ويطلق على هذا الإنسلاخ بالإنسلاخ المتوسط *intermediate moult* . فمثلاً عند فقس يرقات جنس *Cimex* من البيضة تبثق البقبة كمية من الهواء وبواسطة عمليات ضخ يحدث شق الجليد الجنيني بمنطقة رأس اليرقة ، ينزع الجليد باستمرار تحرك اليرقة من البيضة ويقتصص هذا الجليد بقشرة البيض الفارغة (سيلكس ووجلزورث Silkes and Wigglesworth عام ١٩٣١) . وفي حشرات نصفية الأنجحة غير المتجانسة يشترك الجليد الجنيني بالكوريون من الداخل .

ويتم الإنسلاخ المتوسط في *Acridids* بعد الفقس حيث يبدأ أثناء خروج اليرقات إلى سطح التربة وينشق هذا الجليد بفعل الإنتفاخ العنقى .

انمو بعد الجنيني

POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

يقسم تاريخ حياة الحشرة إلى سلسلة من الأطوار يفصل بين كل طور وآخر إنسلاخ ويعرف الشكل الذى تتخذه الحشرة بين انسلخين بالعمر *instar* . يعرف الشكل الذى يلى الإنسلاخ المتوسط بالعمر الأول وبعده تسليخ منه الحشرة إلى عمر ثانى *Second instar* وهكذا إلى أن تصل الحشرة إلى صورتها الكاملة وتعرف حينئذ بالطور اليافع أو الكامل *imago or adult* ولا تحدث انسلخات في هذا الطور إلا في مجموعة *Apterygota* .

١٣ - ٣ عدد الأعمار *Number of instars*

يزداد عدد الأعمار اليرقية عادة في الحشرات البدائية عنها في الحشرات الأكثر رقياً فمثلاً تسليخ حشرات *Stenonema, Ephemera* من رتبة ذباب مايو *Ephemeroptera* ٣٠ و ٤٠ مرة على التوالي ، أما حشرات

نصفية الأجنحة غير المتجانسة لديها خمسة أعمار يرقية عادة وفي تحت رتبة *Nematocera* توجد أربعة أعمار فقط . ويلاحظ كذلك أن حشرات المجموعة الواحدة قد تختلف في عدد إنسلاتها .

وعند الأعمار اليرقية التي يمر بها جنس معين غير ثابت دائماً . ففي الحشرات التابعة لرتبه مستقيمة الأجنحة حيث تكون الأنثى أكبر حجماً من الذكر ، يكون لديها عمر يرقى يزيد عن أعمار الذكر بواحد . كذلك اليرقات الناشئة من بيض صغير الحجم عادة تنمو ببطء ولها عمر يرقى إضافي . وفي جنس *Nomadocris* قد يوجد له ٦ أو ٧ أو حتى ٨ أعمار يرقية وفقاً لمعاملة الآباء (البرشت Albrecht عام ١٩٥٥) . في جنس *Plusia* وبعض حشرات حرشفية الأجنحة فاليرقات المرباه في صورة فردية قد تمر في ٥ ، ٦ ، أو ٧ أعمار في حين اليرقات المرباه في مجاميع لها خمسة أعمار فقط . (لونج Long, عام ١٩٥٣) .

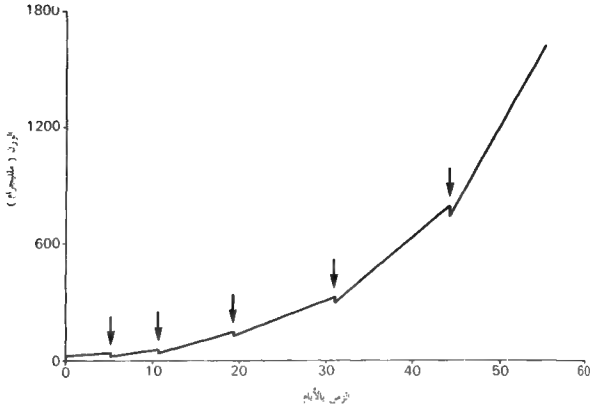
١٣ - ٤ النمو Growth

١٣ - ٤ - ١ الوزن

يزداد وزن الحشرات زياده تصاعديه خلال أعمارها اليرقية المتعاقبة وعاده تكون الزيادة أكثر وضوحاً في الأعمار الأولى عن الأعمار المتقدمة . وعلى سبيل المثال يزداد وزن حوريات الجراد *Schistocerca* ١٥ مرة في الأربعة عشر يوماً الأولى من حياتها أى بعد الفقس ، في حين تكون الزيادة ٤,٥ مره فقط في الأربعة عشر يوماً التالية لذلك . كذلك يكون معدل الزيادة في الوزن أعلى في الإناث عن الذكور وكذلك وزنها النهائي ، فترن الحشرات حديثه الفقس ١٨ ملليجرام وعند خروج الحشرات الكاملة يزداد وزن الذكر إلى ١٤٠٠ ملليجرام والأنثى إلى ١٨٠٠ ملليجرام (ديفى P. M.Davey, سنه ١٩٥٤) .

ويزداد في الأحوال النموذجية الوزن تدريجياً خلال مرحلة النمو ثم ينخفض قليلاً وقت الإنسلاخ نتيجة فقد الجليد وفقد كمية من الماء الذي لا يعوض بسبب عدم تغذية الحشرة . وبعد مرحلة الإنسلاخ يرتفع الوزن بسرعة ويزداد عن مستواه السابق (شكل ١٣ - ٤) . في بعض الحشرات المائية لا يحدث انخفاض في الوزن بعد الإنسلاخ وعلى العكس توجد زيادة حاده في الوزن نتيجة لامتصاص الماء إما عن طريق الجليد أو بواسطة القناة الهضمية .

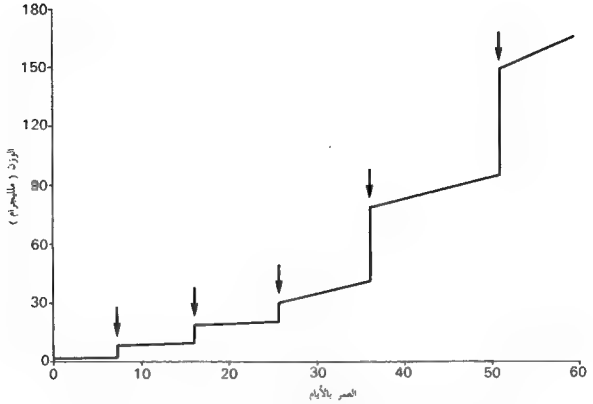
وفي الحشرات الماصة للدم مثل *Rhodnius* التي تتغذى مرة واحدة فقط خلال العمر الواحد ، يختلف معدل زيادة النمو بها وفي أثناء فترة إنعدام التغذية يوجد نقص بطيء تدريجى في الوزن بسبب فقد الماء ولكن الوزن يرتفع بسرعة عند التغذية ثم يليه نقص سريع نتيجة طرد الماء ولكن يوجد زيادة صافية في الوزن بين كل مظهر والذي يليه .



شكل (١٣ - ٤) : معدل زيادة في وزن إناث جنس *Locusta* فترة الإفساخ موحدة بالسهم .
(من : كلارك Clarke سنة ١٩٥٧ ب) .

ويختلف الوزن النهائي للحشرة الكاملة تبعاً للظروف التي تنمو فيها اعمارها اليرقية . فالنمو السريع تحت ظروف درجات الحرارة المرتفعة يؤدي إلى خفة وزن الحشرات الكاملة نسبياً ، مثال *Dysdercus* (نصفية الأجنحة غير المتجانسة) ، ولكن في هذا الجنس يحدث نقص كبير في الوزن في حالة عدم توافر الماء اللازم لشرب اليرقات . كذلك قد يؤثر تراحم الحشرات على الحجم النهائي للحشرة الكاملة وربما يرجع ذلك إلى تأثير التراحم على معدل النمو ، فيقل حجم الحشرات المرباه في حشد عن تلك التي توجد في صورة فردية . ففى تجربة على الحشرات جنس *Locusta* حصل على إناث كاملة وزن ١,٥ جرام من يرقات مرباه في حالة فردية وأخرى وزن ١,٢ جرام من يرقات مرباه في صورة مزدحمة . (جون وهونتر جون , Gunn and Hunter- Jones) سنة ١٩٥٢ . فإذا كانت تربية الحشرة في صورة منعزلة (فردية) مرتبطة بحدوث عمر يرق إضافي يكون الاختلاف في الوزن أكثر وضوحاً .

وبالإضافة إلى ذلك فإن وزن الحشرة الكاملة قد يتأثر بالغذاء الذي تتغذى عليه اليرقات . ويظهر هذا بوضوح في الحشرات التي تتغذى على النباتات مثل جنس *Melanoplus* الذي يختلف فيها وزن الإناث من ١٤٠ مليجرام إلى ٣٢٠ مليجرام وذلك تبعاً للغذاء المتوفر أثناء الطور اليراقى (بادت Pfadt , عام ١٩٤٩) .



شكل (١٣ - ٥) : معدل زيادة في وزن *Antenectia* (رتبة تصفية الأجمة غير المتجانسة) .
السهم يشير إلى فترة الإنسلاخ (عن ويجلسورث Wigglesworth سنة ١٩٩٥) .

١٣ - ٤ - ٢ نمو الجليد

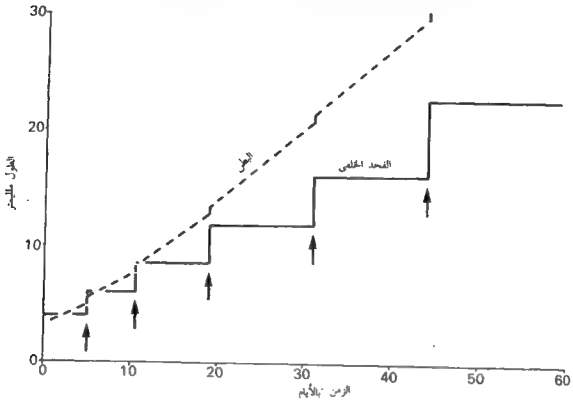
لا يتمدد الجليد التام المتصلب sclerotised وبالتالي فلا يتم نمو المناطق المتصلبة إلا عند انسلاخ الحشرة وظهور جليد جديد لدينا قابلاً للتمدد . يتم نمو المناطق الصلبة إذن في سلسلة من الخطوات .

أما المناطق الغشائية فتستطيع أن تتمدد إما بواسطة فرد الناي . أو بشد الجليد نفسه . وبالتالي فإن التركيب ذات الجليد الغشائي الكلى أو أى منطقة يقلب فيها التركيب الغشائي ، مثل منطقة البطن في جنس *Locusta* ، يحدث النمو فيها بصفة مستمرة (شكل ١٣ - ٦) أما المناطق الأخرى التى يقل فيها التركيب الغشائي فمعدل النمو بها يكون بدرجة متوسطة خلال العمر الواحد مع زيادة ملحوظة عند كل انسلاخ .

وتحت الظروف العملية المنتظمة وتوافر الغذاء المناسب يكون معدل نمو مناطق الجليد المتصلب بصورة منتظمة نسبياً بحيث أنه يمكن التعبير عن زيادة الحجم عند كل إنسلاخ بواسطة تعبير رياضى بسيط .

يقترح قانون دا (Dyar law) أن مناطق الجسم المختلفة مثل عرض الرأس تزداد هندسياً بنسبه ثابتة لكل نوع من الحشرات (كثيراً ما تساوى ١,٤) . أوضح (ريتشاردز Richards عام ١٩٤٩) . إن هذه العلاقة تصح فقط إذا كانت الأطوار أو الأعمار متساوية في مددها . وخلاف ذلك فيتناسب التغير في الحجم مع الوقت الذى يتخذه

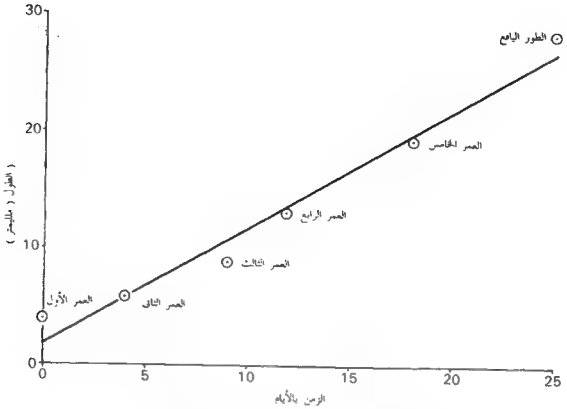
كل عمر وبأخذ ذلك في الاعتبار يتحصل نسبياً على علاقة خط مستقيم بين العضو ومدة النمو التي إنقضت (شكل ١٣ - ٧) ولكن تحت الظروف الطبيعية المختلفة فإن معدل النمو لا يكون منتظماً وبالتالي يوجد العديد من الإستثناءات عن هذا التعميم . ومع ذلك قد تستعمل في تحديد عدد الأعمار في حالة عدم معرفتها .



شكل (١٣ - ٦) : معدل الزيادة في طول الفخذ الخلفي والبطن في *Locusta* المهدم يشير إلى فترة الإستسلاخ .

١٣ - ٤ - ٣ النمو المتغير

ويمكن تطبيق العلاقة البسيطة السابقة اقتراحها على الأعضاء البسيطة المميزة ، وفي حالة مقارنة أعضاء مختلفة فغالباً ما تنمو بمعدلات مختلفة وتسمى هذه الظاهرة بالنمو المتغير *allometry or heterogenic growth* . إذا كان العضو تحت الدراسة ينمو بمعدل سريع نسبياً عن عضو آخر معتبر كمقياس ، فيقال عن النمو حينئذ أنه موجب *Positive allometry* ، أما النمو البطيء فيعتبر سالب التغير *negative allometry* . على سبيل المثال ؛ في جنس *Hemimerus* ينمو الجزء القاعدي من سوط قرن الاستشعار بمعدل أسرع من أجزاء قرن الاستشعار الأخرى وبالتالي ففي الحشرة الكاملة يمثل الجزء القاعدي النسبة العظمى من الطول عنها في الأعمار السابقة .



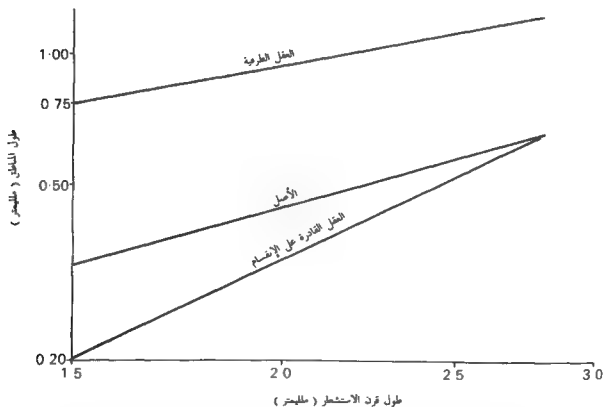
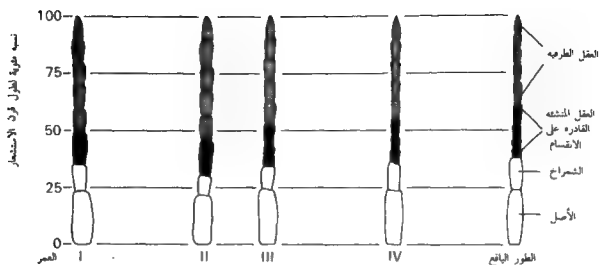
شكل (١٣ - ٧) : العلاقة بين طول الفصّل والوقت المتقضي في إناث جنس *Locusta*.
(عن ريد شاردز Richards سنة ١٩٤٩) .

وعلى العكس تنمو العقلة الخمسة الطرفية من قرن الاستشعار ببطء عن قرن الاستشعار ككل وبالتالي فإن أساسها في الطول النهائي للقرن يكون بنسبة أقل (شكل ١٣ - ٨) .

علاقة الخط المستقيم بين منطقتين على منحنى لوجاريتمي كما موضح في شكل ١٣ - ٨ يتم فقط إذا كان معدل النمو منتظماً ولكن ليس هذا هو الحال دائماً . ففي العمر اليرق الأول في جنس *Dysdercus* ينمو الصدر الأوسط تقريباً بنفس نسبة نمو الجسم ككل ، ولكن معدل نموه يسرع بعد ذلك . وتكون العقلة البطنية السابعة بطيئة النمو في الأعمار الأولى ثم تسرع جداً في الأعمار النهائية وذلك نتيجة نمو الأعضاء التناسلية (شكل ١٣ - ٩)

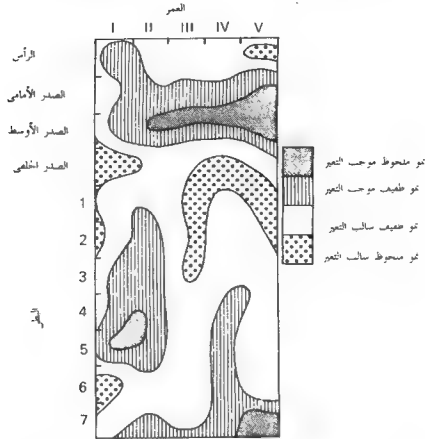
١٣ - ٤ - ٤ نمو الأنسجة

يتوقف شكل الجليد على طبقة فوق الجليد ، وقد يتم نمو طبقة فوق الجليد إما نتيجة لزيادة عدد الخلايا أو للزيادة في حجم الخلايا . في كثير من الحشرات قد يزداد عدد الخلايا قبل الإنسلاخ مباشرة ولكن في اليرقات يرقات التابعة تحت رتبة *Cyclorrhapha* يعتمد الزيادة في الحجم أثناء الطور اليرق كلياً على الزيادة في حجم خلايا طبقة



شكل (١٣ - ٨) : نمو الخيز في قرن استمطار Hemimenus الرسم العلوي يوضح التغيرات النسبية في المناطق المختلفة في قرن الاستمطار في الأعمار المختلفة . الرسم الياني يوضح هذه التغيرات بالنسبة للخيز في الطول الكلي لقرن الاستمطار . (عن ديفلز Davies سنة ١٩٦٦) .

فوق الجليد . وكذلك تؤثر عدد الخلايا على عدد الشعيرات التي قد تنشأ على الجليد (سبيكت Spickett عم ١٩٦٣) (لورانس Lawrence عام ١٩٦٦) (ويجلسورث Wigglesworth سنة ١٩٥٤ ب) .



شكل (١٣ - ٩) : رسم توضيحي يوضح معدل النمو في مناطق الجسم المختلفة في جنس *Dysdercus* بالمقارنة بنمو الجسم الكلي وذلك في الأعمار التالية المختلفة (عن : بلايث وآخرون Blackith et al. ١٩٦٣) .

كما في طبقة فوق الجليد ، قد تنتج زيادة في حجم الأعضاء الداخلية من زيادة في عدد أو حجم الخلايا . و البعوض من جنس *Aedes* ينمو الجهاز العصبي والجسم الدهني نتيجة لزيادة في عدد الخلايا في حين أن معظم الأنسجة الأخرى في هذه الحشرة وكذلك في *Drosophila* فلديها عدد ثابت من الخلايا ويتم النمو بواسطة كبر حجمها . وترتبط زيادة الحجم بالانقسامات الغير مباشرة الداخلية كالتي تتم في الغدد اللعابية ، العضلات البطيئة وأنابيب مليجي . وفي الإمعاء الوسطى تتم العمليتان معاً فالخلايا الطلائية تزداد في الحجم ثم تنبت أثناء عمليات الإفراز وتستبدل كل منها بواسطة اثنين أو أكثر من الخلايا الصغيرة الناشئة من الخلايا المجدهة .

وفي بعض الحشرات الأخرى يستبدل النسيج الطلائى المبطن للإمعاء الوسطى كلياً على فترات بواسطة الخلايا

المجددة . وقد يتم إنتاج الخلايا الخمرية باستمرار كما في البقعة المائيه أو أن الخلية الصغيرة قد تستمر طيلة حياة اليرقة وتكبر بها تدريجيا فمثلا في *Drosophila* قد يصل قطر الخلية الخمرية إلى ٨٠ ميكرونا في العمر اليرقي الأخير . من هذه النتائج الضعيفة يوجد انطباع عام بأن الأنسجة تنهك أثناء التطور وتنمو بواسطة زيادة حجم الخلية في حين إن تلك الأنسجة التي تستمر إلى طور الحشرة الكاملة تنمو نتيجة لمضاعفة الخلايا . ربما تكون عملية كبر حجم الخلية أقل إقتصادا في الوقت والطاقة عن انقسام الخلية .

لدراسة النمو بعد الجنيني للجهاز العصبي إرجع إلى (إدوارد , Edwards سنة ١٩٦٩) ويتفاوت تطور أنابيب مليجي في الحشرات . يميز (هنسون Henson سنة ١٩٤٤) . بين الأنابيب الأولية التي تنشأ كنتوعات من براعم الإمعاء الخلفية Proctodeum في الجنين والأنابيب الثانوية التي تنشأ فيما بعد ، أى في فترة النمو بعد الجنيني . في صراصير جنس *Blatta* يوجد أربع أنابيب أولية في حين توجد ستة منها في حشرات أخرى .

وفي الجراد من جنس *Schistocerca* يوجد ستة أنابيب أولية يضاف إليها ١٢ أخرى قبل فقس الحشرة ويزداد العدد خلال كل عمر حشرى إلى أن تصل إلى طور الحشرة اليافعه . وتظهر الأنابيب الثانوية كبراعم في بداية كل عمر وبعد بدايه نشأتها تزداد في الطول نتيجة للزيادة في حجم الخلايا وليس نتيجة للإنقسامات الخلوية (سافاج , Savage, عام ١٩٥٦) . وبطريقة مماثلة يزداد عدد الأنابيب في *Carausius* وكذلك في *Forficula* ولكن في هذه الحالة يلاحظ أن زياده طول الأنابيب ترجع لزيادة حجم الخلية بالإضافة إلى إعادة ترتيب الخلايا . في بادئ الأمر تتحرك كل أنبوية من خمسة صفوف من الخلايا وفيما بعد يعاد ترتيب الخلايا في صورة صفين فقط نتيجة لذلك يزداد الطول بثلاث أضعاف . في حشرات أخرى مثل جنسى *Pieris* ، *Dysdercus* لا يحدث زيادة في عدد أنابيب مليجي ولكن الزيادة في الطول ترجع إلى الزيادة في حجم الخلية وإعادة ترتيبها ، خاصة في جنس *Pieris* .

١٣ - ٤ - معدل النمو

يتأثر المعدل الذى تنمو به الحشرة بالعوامل البيئية وخاصة درجات الحرارة التى يكون لها تأثير ملحوظ . وفي حدود درجات الحرارة التى تسمح بالنمو ، فالدرجات المرتفعة عادة تسرع من النمو . إذا في جنس *Dysdercus* تصل الحشرة حديثة الفقس إلى الطور اليافع في خلال ٤٩ يوما تحت درجة حراره ٢٠ م و ٣٥ يوما في ٢٥ م و ٣٠ م .

كذلك قد تؤثر الرطوبة على معدل النمو . فمثلا تسرع حوريات جنس *Locusta* من نموها في الرطوبة النسبية بين ٦٠ - ٧٠٪ وايضا في هذا المدى تنخفض فيه نسبة موت الحشرات (هاملتون Hamilton سنة ١٩٥٠) .

ويعتبر توافر الغذاء أيضا عاملا مهما . ففي حالة غياب الغذاء أو وجوده بكميات بسيطة قد تبقى الحشرات لفترة طويلة بدون زيادة في الحجم . فترات البعوض قد تبقى حية لمدة أشهر ولو أن تطورها عاده يتم في عدة أيام قليلة . وكذلك قد تستمر حوريات كثير من البق الماص للدماء في الحياة بدون وجية غذائية ويستل النعم فقط عندما تتغذى الحشرات . وقد يتأثر النمو بنوع الغذاء فقد وجد أن حشرات جنس *Plusia* تنمو أسرع على نبات الهندباء البرية عنها على نبات الحمض (لوك , Lock سنة ١٩٥٣) .

وفي التربية المعملية تؤدي زيادة نسب الجلوكوز أو الأحماض الأمينية في غذاء يرقات *Pseudosarcophaga* (ثنائية الأجنحة) إلى بطء معدل نموها وكذلك يغير هنا من تأثير درجة الحرارة على النمو . تنمو اليرقات إذن بغياب الجلوكوز من الغذاء بسرعة في درجة حرارة ٣٠ م عن درجة ٢٠ م ، ولكن بإضافة جلوكوز بنسبة ٢,٢٥٪ تكون سرعته النمو أكثر في درجة ٢٠ م (هاوز House, سنة ١٩٦٦) .

ويؤدي تراحم الحشرات غالبا إلى زيادة معدل النمو وذلك بصرف النظر عن التغيرات التي قد تحدث في عدد الأعمار للحشرة . فمثلا يرقات جنس *Phusia* المتزاخمة تتطور في ٧٥ - ٨٠٪ من الوقت الذي تستغرقه اليرقات وهي في حالة منعزلة وهذا يفسر استغراق الحشرات المتزاخمة لوقت يزيد ٢٥٪ من الوقت العادي الذي يستغرق في التغذية .

١٣ - ٤ - ٦ التحكم في النمو

يتميز النمو اليرقي بالانسلخات الدورية وترتبط بعض درجات التغيرات الداخلية بدورات الانسلخ . ويستهل الانسلخ بالنمو وهرمون الانسلخ ، وفي حالة الانسلخات اليرقية يعدل تأثير هذا الهرمون بواسطة هرمون الشباب Juvenile hormone الذي يبه الجينات اليرقية وبالتالي تنشأ الصفات اليرقية في حين أن الهرمونات يكون لها تأثير منظم إجمالي . وقد تكون بعض العوامل المحلية كيميائية غالبا وتتحكم في مناطق معينة . فوجد في *Rhodnius* أن توزيع الشعيرات على جدار الجسم تتحكم فيها مادة محدة تختص بواسطة الشعيرات الموجودة أصلا بحيث تمنع نشأة شعيرات جديدة وتبعا لزيادته نمو طبقة فوق الجليد تصبح الشعيرات الموجودة متباعدة التوزيع . فقد تراكم المادة المحدة مما يؤدي إلى زيادة تركيزها في المسافات بين الشعيرات وبالتالي يستهل نمو شعيرات جديدة . في حالة وجود اثنين أو أكثر من اشكال جليديه في نموذج متكامل قد تتحكم نفس المادة فيها فمثلا في جنس *Rhodnius* يعتقد بأنه إذا ما وجدت مادة التمييز (differentiating Substance) فيه بتركيز مرتفع فإن ذلك يؤدي إلى تكوين شعيرات وإذا وجدت نفس المادة بتركيز منخفض فإنها تدفع نمو غدد الأدمة dermal glands التي تترتب حول كل شعيرة . في حالة وجود اشكال جليديه غير مرتبة بنظام مثل الشعيرات والحراشيف التي توجد على بطن *Ephestia* قد يكون ذلك نتيجة لوجود نوعين من المواد المحدة بالإضافة أنه في كل حلقة بطنية في جنس *Rhodnius* و *Oncopeltus* يبدو أن هناك نسبة من عامل يتحكم في توجيه الأشكال الجليدية ، كالشعيرات مثلا (لورانس lawrence, عام ١٩٦٦) ، (لوك Locke عام ١٩٥٨) ، (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٥٩ ب) .

والعوامل التي تتحكم في نمو الأعضاء الداخلية غير محدة بالضبط ولكن بعضها يظهر في مراحل نشاط دوره تتوافق مع الانسلخ . فمثلا في خلايا الجسم الدهني في *Rhodnius* توجد زيادة ملحوظة في تركيز RNA وعدد الأجسام السحبية قبل الانسلخ مباشرة وفي تلك الفترة فقط تبدو العضلات البطنية البين حلقية في منطقة البطن كاملة التكوين .

وفي الحشرات التي يزداد فيها عدد اناتيب مليجي يكون الانقسام الغير مباشر ونمو الأنابيب الجديدة مرتبطا مع الانسلخ . ومن جهة أخرى ، في *Locusta* يستمر التخليق البروتيني في الأعضاء الداخلية المختلفة ويتحكم في هذا تخليق هرمون مفرز من المخ (كلارك وجيلوت Clarke and Gillott عام ١٩٦٧ ب) .

١٣ - ٥ أنواع التطور Types of development

خلال مرحلة نمو اليرقات لا يصطحب ذلك تغيرات من حيث الشكل ، فكل عمر يرق يشبه العمر السابق له ، ولكن درجة التغير من المظهر اليرق الأخير إلى الطور الكامل يختلف بدرجات متفاوتة . وقد يكون التغير واضحاً ويطلق على هذا التغير بالتحول metamorphosis (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) ، (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) . وقد يعبر عنه فسيولوجياً بأنه التغير الذي يصاحب الإنسلاخ في غياب هرمون الشباب .

وقد يستعمل لفظ التحول على جميع التغيرات التي تحدث في حياة الحشرة من وقت خروجها من البيضة إلى أن تصل إلى الحشرة الكاملة (إيمز Imms عام ١٩٥٧) . ولكن من الأفضل ألا يستعمل هذا التفسير الواسع . ويمكن تقسيم الحشرات إلى ثلاث مجاميع ، حشرات عديمة التحول ametabolus ، نصفية التحول (أو ناقصة التحول) hemimetabolus ، أو تامة التحول holometabolus (شكل ١٣ - ١٠) .

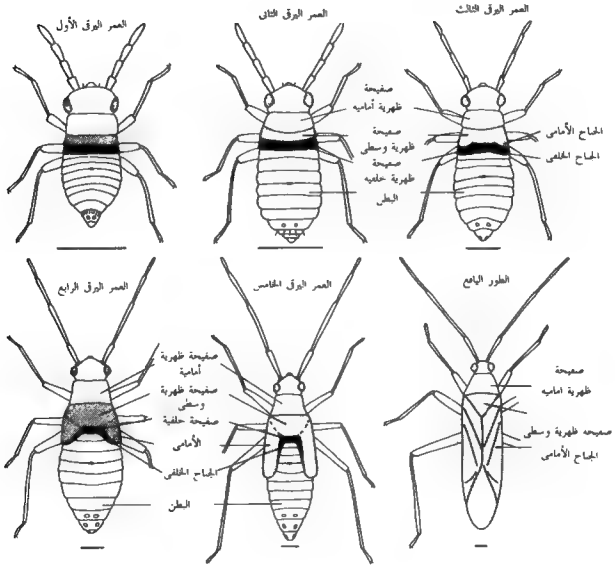
وفي الحشرات عديمة التحول أو التي لا يتم فيها تحول تنشأ الحشرة الكاملة (الكاملة) من النمو التدريجي لليرقة . ويعتبر النمو بدون تحول من سمات الحشرات عديمة الأجنحة Apteriygota حيث تفقس البيضة إلى يرقة شبيهة للحشرة اليافعة أو الكاملة فيما عدا في صغر حجمها وعدم اكتمال نمو الأعضاء التناسلية بها . بعد كل إنسلاخ تكبر اليرقة في الحجم وكذلك تنمو الأعضاء التناسلية . ويلاحظ أن هذه اليرقات وحشرات الكاملة اليافعة تعيش في نفس البيئة .

وفي الحشرات نصفية التحول (أو ناقصة التحول) تشبه اليرقات الحديثة الفقس الحشرات اليافعة إلى حد كبير إلا أنها تكون صغيرة الحجم ويغيب فيها الأجنحة والأعضاء التناسلية (شكل ١٣ - ١٠) وبالإضافة إلى ذلك قد تظهر بها بعض الظواهر المميزة للطور اليرق والتي لا تظهر في الحشرة الكاملة . وبعد الإنسلاخ الأخير تختفي هذه الظواهر . وتعتبر حشرات الرتب الآتية ذات تحول نصفى (أو ناقص) : رتب مستقيمة الأجنحة ، متجانسة الأجنحة ، نصفية الأجنحة المتجانسة وغير المتجانسة . وأظهر النمو في جنس *Dysdercus* أن هناك تغير تدريجي أثناء نمو الأعمار اليرقية وتوقف حاد عند إنسلاخ اليرقة إلى حشرة كاملة . لا يطبق هذا التوقف على المظاهر المميزة للحشرة الكاملة مثل الأجنحة والأعضاء التناسلية ولكن على مظاهر أخرى لا تعتبر نموذجية للحشرة اليافعة ، (بلاكيث وآخرون Blockith et al عام ١٩٦٣) .

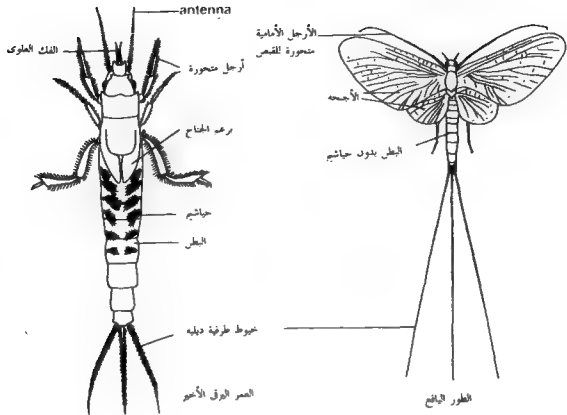
إذاً يوجد دليل كمي للتحول ومن هذه التغيرات التي تحدث في الحشرات التابعة لجنس *Rhodnius* فقد الجليد اليرق ذى التنايا النجمية الشكل والصفائح العديدة الحاملة للشعيرات واستبداله بجليد الحشرة اليافعة الذى يظهر به تنايا مستعرضة وبه عدد قليل من الصفائح والشعيرات (لورانس Lawrence عام ١٩٦٦ ب) ، (لوك Locke عام ١٩٥٩) .

في الحشرات التابعة لرتب Plecoptera, Ephemeroptera and Odonata تعيش يرقاتها في الماء ويظهر التكيف لهذه المعيشة بوضوح فيها . إذاً هذه الأشكال تمر في تحول واضح يتضمن فقد خياشيم تنفسية بالإضافة إلى بعض

تغيرات أخرى (شكل ١٣ - ١١) ومع ذلك فشكل الجسم يشبه إلى حد كبير الطور اليافع وتعتبر هذه الحشرات ناقصة (نصفية) التحول .



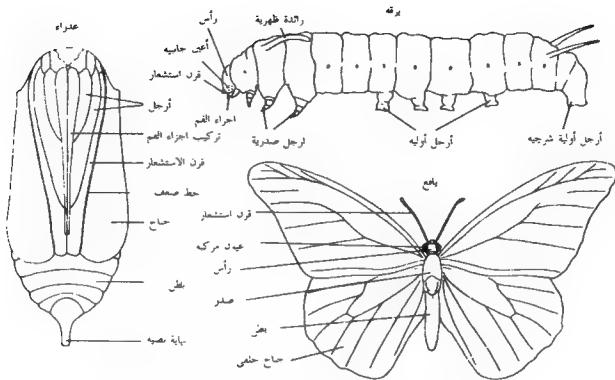
شكل (١٣ - ١٠) : مراحل النمو في حشرة نصفية التحول .
الطور البرق واليافع لـ *Cylloceria* (رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة) الخط الأبيض أسفل كل طور يمثل ٥.٠ مم - ملليمتر .



شكل (١٣ - ١١) : عمر بوق متقدم والطور اليافع لحشرة *Ephemera* ، وهي حشرة نافعة الطور تظهر بيا السمات الى تلام الحياة في الماء وهذه السمات مرسومة بخط ثلثي (عن ميكان ١٩٦١ ، كيمس ١٩٥٠) :

وأخيراً في الحشرات تامة التحول ، تختلف البرقات فيها تماماً عن الحشرة اليافعة ويوجد طور عذرى يتوسط الطور البرق والطور اليافع (شكل ١٣ - ١٢) . والعذراء طور مميز في الحشرات تامة التحول . ويوجد هذا النوع من التحول في رتب شبيكية الأجنحة ، و *Trichoptera* حرشفية الأجنحة ، غمدية الأجنحة ، غشائية الأجنحة ، ثنائية الأجنحة ، هدية الأجنحة والذباب الأبيض وذكور الحشرات القشرية .

الفرق شاسع بين المظهر البرق واليافع يتعلق باختلاف البيئة التي تعيش فيها الأطوار المختلفة . ويلاحظ أنه لا يوجد اختلافاً أساسياً في كيفية التغير في الحشرات ذات التحول النصفى أو التام حيث يشترك الإثنين في غياب هرمون الشباب عند الإنسلاخ .

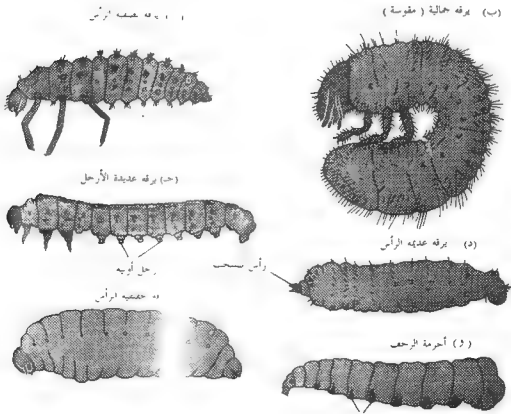


شكل (١٣ - ١٢) : مراحل نمو في حشرة ذات تحول تام .
يرقة (منظر جانبي) ، عذراء (منظر بعدي) - الطور البالغ (منظر ظهري)

١٣ - ٦ أنواع اليرقات Types of larvae

من الملائم لأسباب وصفية تقسيم يرقات الحشرات إلى عدد من المجموعات تبعاً لأشكالها العامة . فيرقات الحشرات نصفية التحول تشبه الحشرة اليافعة أو الكاملة إلى حد كبير ولذلك قد تسمى بالحوريات Nymphs للتمييز بينها وبين يرقات الحشرات ذات التحول التام التي تختلف في الشكل تماماً من الحشرة اليافعة والفرق الظاهر بين يرقات الحشرات نصفية التحول وتامة التحول هو كيفية نشوء الأجنحة . ففي الحالة الأولى تنشأ الأجنحة كبراعم خارجية تكبر تدريجياً مع كل إنسلاخ وأخيراً يكتمل نموها في الطور الحشري البالغ (شكل ١٣ - ١٠) . في الحالة الثانية تنشأ الأجنحة كإنغمادات أسفل الجليد البرق وبالتالي لا تظهر من السطح الخارجي وعند إنسلاخ اليرقة إلى طور العذراء تنقلب الإنغمادات وتظهر للخارج (شكل ١٣ - ١٢) . وسوف نتجسب في سياق الشرح الحالي تمليد الطور الغير كامل إلى نوعين أي حوريات أو يرقات على التوالي لأن ذلك قد يشير إلى وجود اختلافات أساسية بينهما وهذا غير صحيح .

وتتخذ يرقات الحشرات تامة التحول أشكالاً عديدة وأبسط هذه الأشكال هي اليرقات قليلة الأرجل (شن Chen عام ١٩٤٦) . حيث يوجد بها ٣ أزواج من الأرجل ، وكبسولة الرأس بها كاملة النمو وأجزاء الفم بها تشبه مثلثها في الحشرة اليافعة ولكن تغيب فيها العين المركبة . وتتخذ اليرقات قليلة الأرجل شكلين : يرقات منبسطة Campodeiform حيث يكون بها الجليد متصلياً وجسمها مسطح من الجهة الظهر - بطنية وعادة تكون من الحشرات المفترسة وتظهر بأرجل طويلة ورأس بارزة ذات أجزاء فم أمامية . (شكل ١٣ - ١٣) . الشكل الثاني هو اليرقات الحعالية أو المقوسة Scarabaeiform وتظهر بحجم ممتلئ ومنطقتي الصدر والبطن ضعيف التصلب ، وبها أرجل قصيرة وتكون قليلة الحركة ، وعادة تنخر في الخشب أو التربة . (شكل ١٣ - ١٣) . ب) . وتوجد اليرقات المنبسطة في الحشرات التابعة لرتب شبكية الأجنحة و Strepsiptera و richoptera وبعض غمدية الأجنحة أما اليرقات المقوسة (جعال) فتوجد في بعض حشرات غمدية الأجنحة خاصة حشرات الجعال التابعة لفصيلة Scabaeoidea .



شكل (١٣ - ١٣) : أشكال اليرقات (عن جرمون ، ١٩٦٠ ، ص ١٩٦٤)

ونوع ثلثي أساسي هي اليرقات عديدة الأرجل أو الإسطوانية Polypod larva وتكون درجة تصلب جدار الجسم بها ضعيفة عادة وحركتها محدودة حيث أنها تعيش في مكان انتشار وتوافر غذائها (شكل ١٧ - ٧ ج) .

اليرقات عديدة الأرجل توجد في الحشرات التابعة لرتب حرشفية الأجنحة و Mecoptera وفصيلة Tenthredinidae أما النوع الثالث فهي اليرقات عديمة الأرجل Apodous حيث لا يوجد بها أرجل والجليد بها ضعيف التصلب ويوجد في هذا النوع عدة أشكال تقسم تبعاً لدرجة تصلب كبسولة الرأس .

(أ) حقيقة الرأس eucephalous حيث تكون كبسولة الرأس شديدة التصلب (شكل ١٣ - ١٣ د) كما في Nematocera, Buprestidae Cerambycidae and Aculeata .

(ب) نصفية الرأس hemicephalous : وتكون كبسولة الرأس مضمحلة ويمكن مسحها بداخل الرأس كما في Tipulidae and Brachycera .

(ج) عديمة الرأس acephalous : وتغيب فيها كبسولة الرأس (شكل ١٣ - ١٣) كما في تحكت رتبة Cyclorrhapha .

وفي الحشرات المتطفلة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة يفقس البيض عن يرقات تعرف باليرقات ذات الأرجل الأولية Protod. وهذه تأخذ عدة أشكال وقد لا تشبه الحشرات العاديه (شكل ١٣ - ١٥) (كلاوسون Clausen, عام ١٩٤٠) . وتفقس هذه اليرقات من بيض به نسبة قليلة من الملح ويعتبر بعض الباحثين أن هذه اليرقات عبارة عن جنين مبكر النشوء (الفقس) (شن Chen عام ١٩٤٦) . في حين يعتقد البعض الآخر أن هذه اليرقات عبارة عن أشكال متخصصة مكيفة للمعيشة في البيئة الشاذة التي توجد بها (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) .

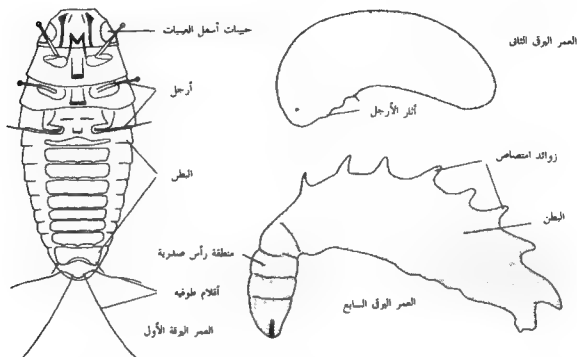
١٣ - ٧ التحول غير المتجانس Heteromorphosis

يستمر التطور أو النمو في معظم الحشرات في سلسلة من الأعمار اليرقية متتالية في الشكل إلى أن تدخل في مرحلة التحول . وتختلف أحياناً الأعمار اليرقية المتتالية تماماً في الشكل . ويطلق على التطور الذي يشتمل على أشكال مختلفة بالتحول غير المتجانس Heteromorphosis . يراعى إن هذا النوع من التحول قد يسمى أيضاً بفرط التحول Hypermetamorphosis .

ويوجد التحول الغير متجانس في الحشرات المفترسة والمتطفلة التي تغير من عاداتها خلال فترة النمو اليرقي . ويمكن تميز مجموعتين من هذا التحول . ففي حشرات المجموعة الأولى تضع بيضها في العراء وبعد الفقس تخرج اليرقات في العمر الأول وتبحث عن عائلها ، أما حشرات المجموعة الثانية فتقوم بوضع البيض داخل أو على جسم العائل مباشرة .

المجموعة الأولى : يرقات العمر الأول فيها نشطة قادرة على الحركة فمثلاً في الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera تكون اليرقات من النوع المنبسط وتعرف بالثلثيات Triungulin (شكل ١٣ - ١٤) تتعاين

هذه اليرقات يجسم العائل عند إختراجه من أحد الزهور التي توجد بها وسريعاً تتحول اليرقات إلى طفيل داخل وتفقد أرجلها تماماً ويبدأ ظهور العديد من التزؤات الظهريّة عليها التي تزيد من السطح المعرض للإمتصاص . فيما بعد في العمر اليرقي السادس أو '١' باع يظهر بهذه اليرقات المتطفلة منطقة رأس صدريّة Cephalothorax (شكل ١٣ - ١٤ ب، ج) .



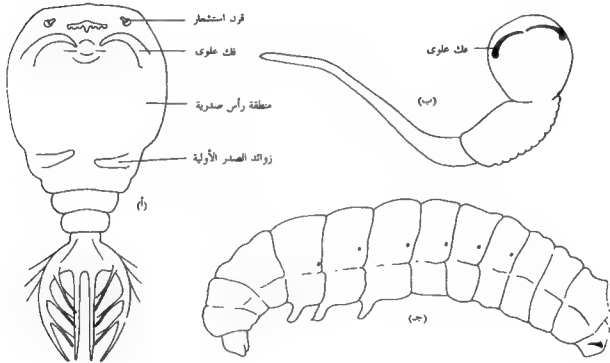
شكل (١٣ - ١٤) : التحول غير المتجانس . أعمار يرقة لحشرة *Corioxenus* (اسم مستعار) منظر للظهر للعمر اليرقي الأول الحمر المعيشة . (ب) (ج) أشكال جانبية ليرقات متطفلة متقدمة في العمر (عن كلوش ١٩٤٠) .

وبنفس الوسيلة تتحول يرقات العمر الأول النشطة إلى يرقات غير نشطة في الأعمار المتطفلة التالية في كل من الحشرات التابعة للفصائل لآآ :

Mantispidae (Neuroptera), Meloidae, Staphylinidae (Coleoptera), Acroceridae, Bombyliidae and Nemestrinidae (Diptera), Perilampidae and Eucharidae (Hymenoptera) and Epipyropidae (Lepidoptera).

المجموعة الثانية : وتتميز بنوع من التحول غير المتجانس وتوجد في بعض الحشرات المتطفلة داخلياً من رتبة ثنائية الأجنحة ورتبة غشائية الأجنحة . فمثلاً اليرقات في العمر الأول لحشرة *Cryptochaetum* (رتبة ثنائية

الأجنحة) يظهر بها زوج من الزوائد الطرفية الإصبعية الشكل التي تتحول في يرقات الأعمار التالية إلى زوائد تنفسية شديدة الطول وتسبب تفرأ شديداً في شكل اليرقة ويظهر التحول الغير متجانس بوضوح جدا في حشرات غشائية الأجنحة التي يفقس فيها البيض عن يرقات عديدة الأرجل . فمثلاً *Helorimorpha* يظهر العمر اليرقي الأول فيها برأس كبيرة وجسم غير معقل وذيل مستدق الطرف (شكل ١٣ - ١٥ ب) . أما العمر اليرقي الثالث فيكون على نحو نموذجي لمعظم يرقات غشائية الأجنحة (شكل ١٣ - ١٥ جـ) . في الحشرات التابعة لفصيلة *Platyasteridae* يظهر يرقات العمر الأول بها منطقة رأس صدرية حاملة لبعض زوائد أثرية وجسم معقل وعدة زوائد ذيلية (شكل ١٣ - ١٥) .



شكل (١٣ - ١٥) : يرقات لطفيل من رتبة غشائية الأجنحة *Platyaster*

(أ) عمر يرقي أول الحشرة *Helorimorpha intricator*

(ب) عمر يرقي أول الحشرة *Helorimorpha*

(جـ) يرقة ناضجة لحشرة *Helorimorpha* (عن ستودجراس ١٩٥٤)

الفصل الرابع عشر

التحول

METAMORPHOSIS

تختلف مدى درجة التغير التي تم عندها تحول اليرقة إلى حشرة كاملة حسب درجة الاختلاف بين تركيب اليرقة والحشرة اليافعة . ففي حالة تشابه اليرقة والحشرة اليافعة يكون التحول بسيطاً وفي حالة وجود اختلافات واضحة بين الطورين فيوجد طور عذرى pupa كمرحلة سابقة لطور الحشرة اليافعة .

يمكن تمثيل العمر اليرقي الأخير في الحشرات نصفية التحول بطور العذراء أما في الحشرات تامة التطور فالعذراء تعتبر طوراً أساسياً لتحول اليرقات إلى الأشكال اليافعة وبذلك تسمح لليرقات بغزو بيئة جديدة . يحدث خلال مرحلة العذراء إعادة بناء للأنسجة متضمنة أساساً انقلاب ونشوء الأجنحة وتنمية عضلات الطيران . نظراً لأن العذراء طور ساكن فإنها لا تكون محصنة ولذلك تتعرض معظم الحشرات في خلايا محمية أو بداخل شرنقة وتلجأ إلى عدة وسائل للتحرر منها عند خروج الحشرة اليافعة . ويوجد عادة توافق زمني لخروج الحشرات اليافعة الذي غالباً ما يتم أثناء الليل .

١٤ - ١ - العذراء The pupa

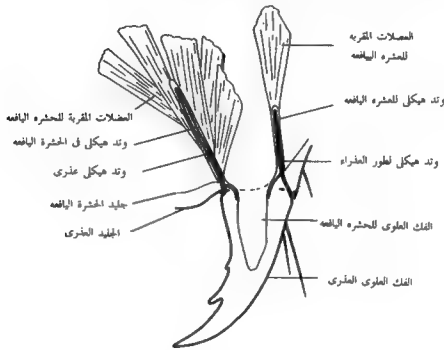
١٤ - ١ - ١ شكل العذراء

يظهر بالعذاري في الحشرات تامة التطور جميع صفات الحشرة اليافعة وبالتالي فالعذراء تعتبر أقرب شياً بالطور اليافع عن طور اليرقة . وعند انسلاخ اليرقة إلى عذراء يتم إنقلاب الأجنحة وزوائد أخرى التي كانت تنمو داخلياً في اليرقة للخارج وبالتالي تصبح ظاهرة خارجياً بالرغم من عدم فرد هذه الأعضاء في الشكل النهائي . وفي بعض العذاري تكون الزوائد حرة على الجسم وتسمى في هذه الحالة بالعذاري الحرة exarate ولكن في حالات أخرى تلتصق الزوائد على الجسم بواسطة إفرازات يتم إفرازها عند انسلاخ اليرقة إلى عذراء ، وتسمى حينئذ بالعذاري المتكبة Obtect . يلاحظ أن جدار الجسم يكون أكثر تصلباً في العذاري المتكبة عنه في العذاري الحرة .

بالإضافة إلى ذلك تتميز العذاري بوجود أو غياب الفكوك المفصليّة ففي حالة وجود الفكوك المفصليّة تعرف العذاري بذوات أجزاء القم المتحرك denticous condition ويوجد بها وتدا هيكلية Apodeme وينطبق بداخل التود الهيكلية فكوك الطور اليافع (شكل ١٤ - ١) . وبالتالي يمكن تحريك الفكوك بواسطة العضلات الفكية

للطور اليافع التهيدي **Pharate adult** . أما الحالة العكسية فهي العذارى ذوات أجزاء القم غير متحرك وتسمى غير متحركة الفكوك **adecticus** .

وتكون العذارى ذوات أجزاء القم المتحرك دائماً من النوع الحر . وتوجد في حشرات الرتب التابعة **Tricoptera, Neuroptera, Megaloptera** وكذلك في بعض حشرات حرشية الأجنحة . وأيضاً قد تكون بعض العذارى من ذوات أجزاء القم غير المتحرك من النوع الحر كما في الحشرات التابعة **Cyclorrhapha, Siphonoptera** ، ومعظم حشرات غمدية الأجنحة وغطائية الأجنحة . وفي حالات أخرى قد تكون العذارى من النوع المكبل كما في معظم حشرات حرشية الأجنحة ، شبكية الأجنحة ، **Nematocera, Brachycera** ، **Staphylinidae** وبعض **Chrysomelidae** و **Chalcididae** .



شكل (١٤ - ١) : رسم توضيحي لقطع خلال الفك العلوي لعنراء متحركة الفكوك يوضح الصفائح الداخلية العلوية داخله والصفائح الداخلية للحشرة اليافعه (عن هتون ١٩٤٦) .

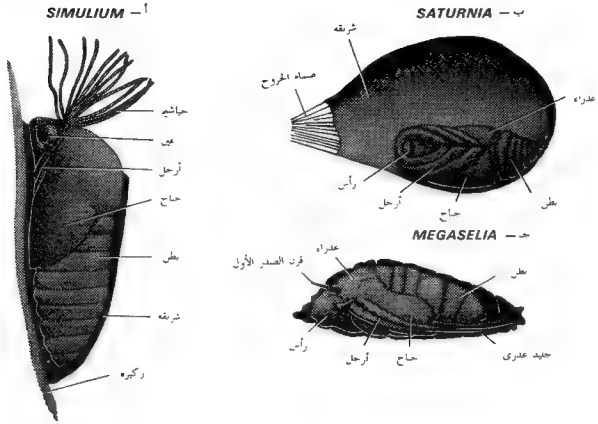
طور ما قبل العذارى Prepupa : قد تسكن الحشرات وهي في العمر البرق الأخير لمدة يومين أو ثلاثة أيام قبل تعذرها وفي كثير من الحالات تكون الحشرة أثناء تلك الفترة في طور العنراء التهيدي **Pharate pupa** الذي قد يسمى بطور ما قبل العنراء **Prepupa** ولكن يراعى أنه لا يمثل طوراً مميزاً مورفولوجياً . ومع ذلك ففي الحشرات التابعة لرتبة هدية الأجنحة **Thysanoptera** وفي ذكور **Coccidae** توجد مرحلة مميزة تسمى بطور ما قبل العنراء حيث يمثل مظهر ساكن على الطور البرق ويعقبه مظهر ثان ساكن أى طور العنراء .

معظم عذارى الحشرات تكون في حالة ساكنة وبالتالي تمثل مرحلة غير محصنة وعرضه للخطر ولذلك تتعذر معظم الحشرات بداخل خلايا أو شرنقة توفر بواسطتها لنفسها وسيلة للوقاية . فكثير من الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تبني لنفسها خلية أسفل سطح التربة وتتعذر بداخلها وذلك بواسطة لصق جزيئات التربة بواسطة سائل تقوم بإفرازه . فمثلاً عند تعذر حشرات جنس *Cerura* (رتبة حرشفية الأجنحة) تقوم ببناء غرفة من أجزاء خشبية مكونة لنفسها طبقة تتعذر بداخلها . وتتعذر بعض يرقات غمدية الأجنحة بداخل تجاويف الخشب الذي تتخر فيه . وتفرز يرقات أخرى خيوطاً تضم بواسطتها أغلفة من مواد معينة ، (كأوراق نبات مثلاً) مكونة لنفسها غرفة بداخلها . في حين أنه في أجناس أخرى تبني اليرقات شرنقة كاملة من إفرازات حريرية ، وتنتج الشرائق الحريرية الحشرات التابعة لفصيلة *Bombycoidea* (رتبة حرشفية الأجنحة) *Siphonoptera*, *Trichoptera*, *Hymenoptera* . أما يرقات *Cyclorrhophia* من رتبة ثنائية الأجنحة فإنها تنتج تركيباً مميزاً من جليد العمر اليرق الأخير لحماية العذارى بداخله فيتم ترسيب جليد أولى *Procuticle* خلال فترة العمر اليرق الأخير وفي نهاية هذا العمر تلف اليرقة نفسها بداخله ويتصلب الجزء الخارجي للجليد ليكون تركيباً يضافاً صلباً . تتسلخ اليرقة بداخله إلى عذراء مع إحتفاظها بالجليد الخارجي الحديث التصلب ، مكونة تركيباً واثقاً يعرف بالجليد العذري *Puparium* . (شكل ١٤ - ٢ ج) . وبالسطح الداخلي للجليد المتصلب قد ينصت غشاء رقيق يمثل الجزء الغير متصلب من الجليد اليرق أو من جهة أخرى يعتقد بأن اليرقة تتسلخ انسلخاً إضافياً بداخل الجليد العذري لتتحول بعده إلى عذراء ويمثل هذا الغشاء الرقيق الجليد المنزوع لهذا الإنسلخ (وايتن ، Whitten عام ١٩٥٧) .

وللقليل من الحشرات نوع من العذارى الغير محصنة وهذه واضحة في الحشرات التابعة لفصيلة *Nymphalidae*, *Pieridae* حيث تتعلق العذارى من وسائل حريرية . هذه العذارى المكشوفة تكون مماثلة للون البيئة التي توجد بها في حين أن أغلب العذارى الأخرى المحصنة تتخذ اللون البني عادة أو لوناً فاتحاً .

١٤ - ٩ - ٣ عذارى الحشرات المائية

يختلف أسلوب تعذر الحشرات المائية نسبياً عن الحشرات التي تعيش في البيئة اليابسة ، فبعض يرقات الحشرات المائية مثل *Hydrophilus* أو التابعة لفصيلة *Syrphidae* و *Arctiidae* تخرج من الماء وتتعذر على الأرض اليابسة ، في حين أنه في حالات أخرى كما في الحشرات المائية من رتبة ثنائية الأجنحة تتعذر الحشرات في الماء وأثناء ذلك قد تثبت نفسها بالقاع . أو كما في عذارى الحشرات التابعة لفصيلة *Blepharoceridae* تزود بوسائل على منطقة البطن بواسطتها تثبت نفسها بالحجارة المغمورة بالماء . أما حشرات فصيلة *Simuliidae* فتبنى شرائق مفتوحة تشبهك بها على الحجارة أو الصخور (شكل ١٤ - ١٢) وتبرز العذراء من الطرف المفتوح للشرقة ، ويلاحظ أن هذه الشرائق تكون أقوى بنياناً في حال وجودها في المياه ذات التيارات السريعة عنها في المياه ضعيفة التيارات . تتعذر اليرقات التابعة لفصيلة *Chironomidae* إما بداخل أنابيب يرقية أو مطمورة في الطين ، في حين عذارى جنس *Acentropus* (رتبة حرشفية الأجنحة) تكون شرنقة حريرية ثنائية الغرف بينهما غشاء حاجز ،

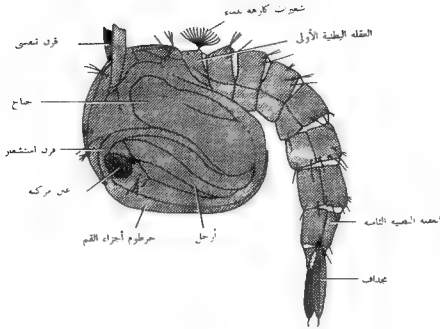


شكل (١٤ - ٢) : شراقي الحشرات مختلفة قطعت قرونها العذاري بداعلمها .

وتوجد العذارى بالغرفة السفلى الممتلئة بالهواء .. في جميع الامثلة السابقة الذكر يتم تنفس العذارى من الأكسجين المذاب بالماء .

قد يتم تنفس العذارى المائية من الهواء الجوي في حالات أخرى إما بطريق مباشر أو غير مباشر . فمعضمة العذارى التابعة لفصيلة Culicidae و Ceratopogonidae تكون حرة ونشطة وتمتاز هذه العذارى بقدرتها على الطفو وفي حالة عدم الإزعاج تصعد إلى سطح الماء وتنفس الهواء الجوي بواسطة قرون تنفسية Respiratory horns محملة على المقلة الصدريه الأولى (شكل ١٤ - ٣) .

يزداد نشاط العذارى في حالة الإزعاج وتفوص في الماء وذلك بمساعدة من الزوائد الشرجية . وقد تلجأ عذارى بعض حشرات فصيلة Culicidae, Ephrydidae إلى غرز قرونها التنفسية بداخل أنسجة النباتات المائية وتتحصل على الأكسجين من الفراغات الهوائية aeremchyma .



شكل (١٤ - ٣) : غشاء الجوف (عن : مارشال Marshall عام ١٩٣٨) .

١٤ - ٩ - ٤ أهمية العذارى

يدل طور العذارى على الفرق الشاسع بين الطور اليرق والطور اليافع في الحشرات تامة التحول وهي تعتبر المرحلة التي تم خلالها عمليات إعادة البناء والتشكيل الداخلي وأهم هذه العمليات هي إمكانية نشوء وتكوين الأجنحة . يكون نمو الداخلي للأجنحة بداخل اليرقة محصور بضيق المكان وتظهر المشكلة عادة عند اقتراب تكوين شكل حشرة اليافعة وبزيادة حجم عضلات الطيران . إذا لا يمكن اكتمال نمو الأجنحة إلا بعد إنقلاها للخارج ولهذا السبب كان من الضروري وجود إنسلاخين لتحويل اليرقة إلى حشرة اليافعة . ويحدث في الإنسلاخ الأول ، أي إنسلاخ اليرقة إلى عذارى انقلاب الأجنحة للخارج مع حدوث نمو بسيط بها ، وفي الإنسلاخ الثاني أي إنسلاخ العذارى إلى حشرة يافعة يستكمل النمو ويتم وضع جليد الحشرة اليافعة (هنتون Hinton عام ١٩٦٣ ب) .

كذلك يعتبر وجود إنسلاخين أساسى للتعديل الشديد الذى يتم بالجهاز العضلى . وعموما فجميع العضلات انفسارية بالحشرة اليافعة تختلف تماما عن تلك التى توجد باليرقة والتي لا يتم ربطها بجليد العذارى . هناك إقتراح بأن نمو العضلات واتخاذها الشكل والطول المناسب لا يتم إلا في حالة وجود القالب الملائم لذلك . وبما لذلك فإن صور العذارى يوفر هذا القالب لبعض العضلات الحشرة اليافعة أو الكاملة . يعتقد (هنتون Hinton عام ١٩٤٨ ب) ، (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) وايضا باحثون آخرون ، بأنه لا يمكن ربط وصل العضلات بالجليد ، لا في حالة وجود خلايا البشرة في حالة نشطة وقادرة على إنتاج أوتار ليفية tomobibillae وذلك يتوفر عند إنسلاخ . وبالتالي فإن الإنسلاخ الثانى لتحويل العذارى إلى حشرة يافعة يكون أساسيا لإمكانية حدوث هذا إنسلاخ . ويعتبر الإقتراح سليم إذا كانت الأوتار الليفية مكونة من الجليد السطحي epicuticle وبالتالي يتم إنتاج

هذه الأوتار لفترة محدودة فقط . ولكن في حشرات أخرى يتم تكوين لوتار ليفية في فترة أطول تمتد إلى ما بعد الإنسلاخ . وهذه لا تعتبر ناشئة من الجليد السطحي ولكنها قد تكون جليديه حيث أن خلايا البشرة قادرة على الاستمرار في إنتاج الجليد الأولى Procuticle لفترة من الزمن .

وبذلك يبدو أن الاتصالات العضلية لا تعتمد أساساً على إنسلاخ وتبعاً لذلك فإن إنسلاخ العذارى إلى حشرة يافعة ليس مرتبط أساساً بإتمام الاتصالات العضلية للحشرة اليافعة (هنتون Hinton عام ١٩٦٣ ب) .

وتؤكد أهمية طور العذارى في نشوء الأجنحة والتغيرات المتعلقة بذلك عندما اتضح أنه لغياب طور العذارى من حياة إناث الحشرات التابعة Coccidae, Strepsiptera أصبحت هذه الأناث عديمه الأجنحة واحتفظت بشكل عام يرقى في حين أن ذكور هذه الحشرات تمتاز بوجود زوجين من الأجنحة وذلك لأنها تدخل في طور عذرى بعد التطور اليرقى .

في الحشرات ناقصة التحول يتساوى طور العذارى مع العمر اليرقى الأخير . لمزيد من المعلومات الخاصة بهذا الموضوع يرجع إلى (نوفاك Noualc عام ١٩٦٦) ، (وهنتون Tlinton عام ١٩٦٤) .

١٤ - ٢ نمو ملامح الحشرة اليافعة

Development of adult features

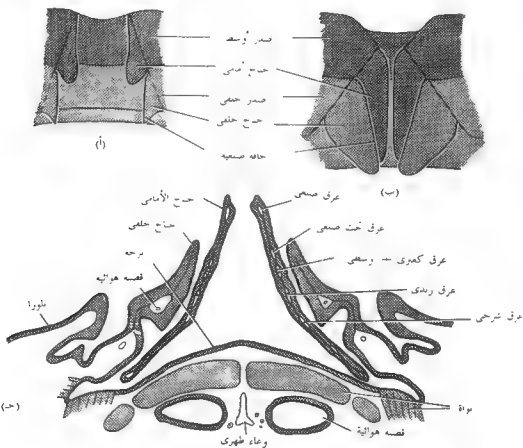
تظهر ملامح الحشرة اليافعة عند الإنسلاخ الأخير ، ولكنها تمر عادة في مراحل نمو متتالية خلال الأعمار اليرقية . وهذا يظهر بوضوح جدا في الحشرات نصفية التحول وكذلك يظهر في كثير من الصفات للحشرات تامة التحول .

١٤ - ٢ - ١ الحشرات نصفية التحول

تم الانقسامات الغير مباشرة في الحشرات نصفية التحول لخلايا البشرة وانتشارها فقط وقت الإنسلاخ ، وكذلك يحدث عند كل إنسلاخ نمو تدريجي في براعم الأجنحة . بخلاف صغر الحجم ، فبراعم الأجنحة تختلف عن الأجنحة الكاملة للحشرة اليافعة في استمرار تصلبها مع الترجا والبلورا ، وكذلك لا يكون الجزء القاعدي للجنح غشائيا ولا توجد به أى صليبات اضافية أو مساعده وهذه تظهر فقط عند الإنسلاخ الأخير .

تنشأ الأجنحة عموماً بطريقة تتحول بها الحواف الجانبية لبرعم الجناح إلى حواف ضلعية للجنح الكامل ولكن في الرعاشات تنشأ البراعم في وضع قائم على الجسم وتتحوّل حافة الجناح التي توجد بجوار الخط الوسطى إلى الحافة الضلعية للجناح (شكل ١٤ - ٤) . وفي الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae وايضا التابعة لرتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة تنشأ براعم الأجنحة كنموات خارجية بسيطة من الترجه ، ولكن في الإنسلاخ قبل الأخير يلتوى الجناح بطريقة مماثلة لالتواءه في حشرات الرعاش ويتم هذا الالتواء نتيجة لزيادة سرعه نمو طبقة البشرة السفلية عن الطبقة العلوية . وفي الإنسلاخ الأخير يعاد إلتواء الجناح بحيث تصبح الحافة الضلعية للجناح المثني في وضع بطى (بلاند و ناتنج Bland and Nutting عام ١٩٦٩) .

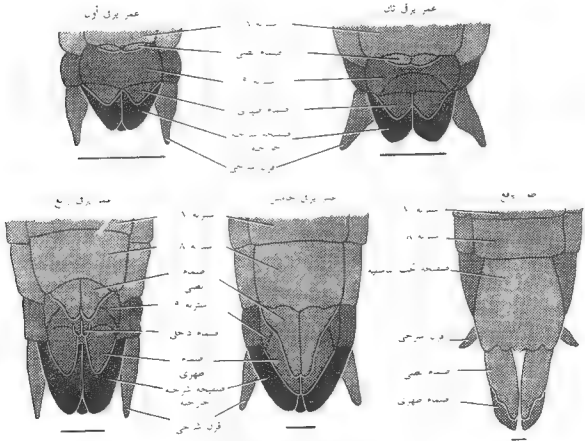
وتظهر عضلات الطيران في حشرات جنس *Locusta* والرعاش في اليرقات ولكن بعضها قد يكون غير مميز مستولوجيا حيث يغيب بها التخطيط العضلي ولذلك تعتبر من الناحية الوظيفية غير فعالة . وتزداد هذه العضلات في الحجم بطرق مختلفة أثناء فترة نمو اليرقات . وفي رتبة مستقيمة الأجنحة تنمو العضلات نتيجة انقسامات الألياف العضلية أما في *Jassids* وبعض حشرات رتبة نصفية الأجنحة المتجانسة تندمج مولدات الخلايا العضلية الموجودة في صورة حرة مع أسجة عضلية كائنة أصلا في الجسم اما في جنس *Bathylus* (رتبة نصفية الأجنحة المتجانسة) فيتم انقسامات الألياف العضلية بالإضافة إلى ادماج مع خلايا عضلية ، ويتم ادماج مولدات الخلايا العضلية الحرة عن طريق وجود فجوة موضعيه في عشاء العضلة (تيجز Tiegس, عام ١٩٥٥) ، (وهنتون Hinton عام ١٩٥٩) .



شكل (١٤ - ٤) : (أ) ، (ب) منظر ظهري في منطقة الصدر (أ) في يرقة حديثة و (ب) يرقة متقدمة في العمر لحشرة الرعاش موحجا براعم الأجنحة . (ج) قطاع عرضي في الجزء الظهري في منطقة الصدر الخلفي ليرقة رعاش عى (كومستوك Comstock ١٩١٨) .

كذلك تستمر بعض التفورات بالعضلات في حشرات الطور اليافع الحديثة . وتكبر الترجته الداخلية Phragmata التي تتصل بها عضلات الطوران الطولية الظهرية في الحجم تدريجياً مع كل انسلاخ (توماس Thomas عام ١٩٥٤) .

بالرغم من أن صليبات الجناح المساعدة (الإضافية) لا تنشأ في اليرقة إلا أن العضلات التي سوف تتصل بها في الحشرة اليافعة توجد بمكان مناسب على جليد اليرقة . فمثلاً في *Locusta* فالعضلة المحركة لعملية فرد جناح الصدر الأوسط تدرج في صلية الجناح القاعدية الأولى ولكن العضلة المقابلة في جناح الصدر الخلفي تدرج في كلا من الصليبتين الجناحيين القاعدتين ، ولو أن الصليبات لا تنشأ في اليرقات إلا أن عضلة الصدر الأوسط تتصل بجديد البلورا عن طريق نقطة واحدة فقط ، و حين أن عضلة الصدر الخلفي تتصل بها بواسطة نقطتين (توماس Thomas عام ١٩٥٤) . وتنمو الأعضاء التناسلية الخارجية تدريجياً بتحور من العقل البطنية الطرفية (شكل ١٤ - ٥) .



شكل (١٤ - ٥) منظر بطني مبدا نهاية البطن في عدة أعمار يرقة لى أنثى *Lyrepocnemis* (رتبة مستقيمة الأحفنة) موضح نحو الأعضاء التناسلية . الخط الأفقى أسفل كل شكل يمثل ٥ مم - ملصق عن جاجو Jago ١٩٦٣ .

١٤ - ٢ - ٢ الحشرات تامه التحول

في الحشرات تامه التحول تتفاوت درجه تميز صفات الحشره اليافعه متوقفا على درجه الصفات اليرقية التي سيتم بها التعديل .

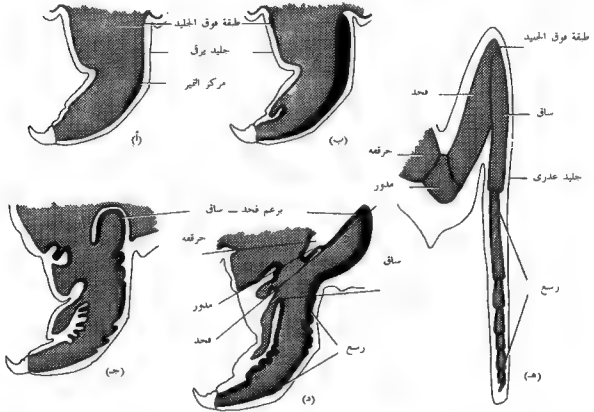
في رتتي حشرات شبكية الأجنحة وغمدية الأجنحة حيث تتشابه اليرقة إلى حد ما بالحشرة اليافعة فالقليل من عمليات إعادة البناء النسيجي يتم بها . أما في رتبة ثنائية الأجنحة فتقريبا جميع الأنسجة يعاد بناؤها عقب عمليات تحليل وإلتهام الأنسجة اليرقية . وعموما من المتفق عليه أن الخلايا الدمويه الملتزمة لسيت مسؤولة عن بداية عمليات تحليل الأنسجة حيث أنها تهاجم فقط الأنسجة التي تكون قد بدأت فعلا في التحليل .

الزوائد *Appendages* : قد تبدأ نشأة زوائد جسم الحشره اليافعة مثل أجزاء الفم وقرون الاستشعار في الأعمار اليرقية المبكرة من آثار أو براعم موجوده أصلا في الجنين وإذا كانت زوائد الحشرة اليافعة لا تختلف كثيراً من مثيلتها في اليرقة فالزوائد قد تنشأ من تكاثر النسيج بداخل أو بقاعدة العضو اليرقي . وهذا يتم مثلا في أرجل حشرات جنس *Pieris* فعند الوصول إلى العمر اليرقي الأخير تنفصل طبقة البشرة عن طبقة الجليد إلا عند نقط إتصال العضلات بحيث تصبح طبقة الشرة في أحداث حرة تغليظ أو إنشاعات بها . ينشأ التغليظ الأول ، الذي يبرود بقصبات هوائية ، في منطقة التقاء المفصل الثاني والثالث بالأرجل (شكل ١٧ - ٦ - ١) تنتشر سلسلة من انضغافات الخلوية (شكل ١٤ - ٦ ب ، ج) ونتيجة لزيادة السطح تنتشي طبقة البشرة وبالأخص تتكون انثناء كبيرة بالقاعدة .

وفيما بعد عند انتشار طبقة البشرة لتكون أرجل العنارة تنقسم هذه الإنثناءة بواسطة حاجز طول لتكون الفخذ والساق . أما طبقة البشرة من الجزء القريب للرجل اليرقية تكون الحرقفة والمذور ، والنسيج البعيد يكون الرسغ . يستمر التميز في طور العنارة لتكون أرجل الحشرة اليافعة (شكل ١٤ - ٦ هـ) (كيم Kim ، عام ١٩٥٩) .

وفي حالة وجود اختلافات كبيرة بين تركيب الأعضاء في اليرقة والطور اليافع تنشأ أنسجة للحشرة الكاملة من مواضع سميكة في طبقة البشرة *epidermal thickening* تسمى البراعم أو الأقراص الحيويه *imaginal buds or discs* . وفي الطور اليافع في رتبة ثنائية الأجنحة تنشأ معظم ملامح الحشرة الكاملة بهذه الوسيلة (شكل ١٤ - ٧) وبما أن أعضاء الحشرة الكاملة يقتصر على مجموعة صغيرة من الخلايا فإن باقى طبقة البشرة تكون حرة للقيام بتغير في الأنسجة اليرقية (أندرسون D. T. Anderson ، عام ١٩٦٤) . يمكن اعتبار الأقراص الحيويه للطور اليافع جزء من أنسجة جنينية تظل غير مميزة إلى حين إنباء ظهور ملامح الطور اليافع . وهذه الأقراص لا تنتج الجليد اليرقي وخلاياها قد تستمر في الانقسام في جميع الأوقات حيث تكون مستقلة أو تستجيب بطريق خاص للجهاز الهرموني الذي ينظم نمو أجزاء طبقة البشرة المختلفة (شيندرمان وجلبرت Schneiderman and Gilbert عام ١٩٦٤) . في الغالب تنغمد الأقراص ، الحيويه للطور اليافع أسفل طبقة البشرة في اليرقة وبهذه الوسيلة يتكون تجويف بطلق عليه تجويف حول قديمي *Peripodial cavity* (شكل ١٤ - ٨ أ ، ب) . وتعرف طبقة البشرة التي تبطن هذا التجويف بالفضاء حول القديمي *Peripodial membrane* وينمو أقراص الطور اليافع تنشأ الزوائد

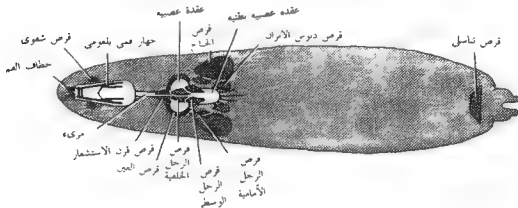
كابتعاج من هذا التجويف (شكل ١٤ - ٧ ج) وينمو الزوائد تطوى بداخل التجويف وأخيراً عند التعلز تنقلب البراعم للخارج . ويكون غشاء التجويف حول القدي جرة من طبقة البشرة العامه لجندار جسم الحشرة (شكل ١٤ - ٨ د هـ) .



شكل (١٤ - ٦) : مراحل نمو رجل الطور اليافع في جنس *Pieris* (أ) قطاع في رجل يرقيّة بالمر الأخر بعد ٣ ساعات من الإسلخ (ب) يوم واحد بعد الإسلخ ، (ج) ٣ أيام من الإسلخ (د) قبل التعلز مباشرة (هـ) قطاع في رجل الطور ... في الشكل (د) توضح مناطق الرجل الموقفه (عن Kim سنة ١٩٥٩) .

وتختلف تفاصيل نمو أقرص الطور اليافع من حشرة لأخرى وكذلك من عضو لآخر . ففي حالة وجود نفس الزوائد في اليرقة والحشرة الكاملة يكون قرص الطور اليافع شديد الإرتباط بالتركيب اليرقي . لذلك في جنس *Pieris* تلبو قرن استشعار الحشرة الكاملة أولاً في العمر اليرقي الأول على هيئة تغليظ لطبقة من البشرة مكونة قاعدة لقرن استشعار اليرقة ، وبنقسام الخلايا في الأعمار اليرقية المتتالية يتكون الانغماد الذي يدفع لأعلى بعمق بداخل رأس اليرقة . وفي العمر اليرقي الخامس يكون معدل نمو انسجة قرن استشعار الحشرة الكاملة أسرع من نمو الغشاء الحول قدي ويؤدي ذلك إلى حدوث ثانيا بهذا الغشاء .

وقرب انتهاء العمر الآخر يبدأ تحلل قرن استشعار اليرقة ويهاجم بواسطة خلايا الطور الياقعة . يمتص التحويف حول القدمى ، الذى يفتح أمام الرأس بواسطة شق بطيئة البشرة يحمل معه قرن الاستشعار إلى الخارج ويكون النشاء حول القدمى الذى يكون جزء من جدار الرأس . وتنشأ الفكوك العلوية بأسلوب مماثل أما الشفة السفلى فلا يبدأ نموها إلا فى العمر الرق الخامس (إيسا ، Eassa ، عام ١٩٥٣) .



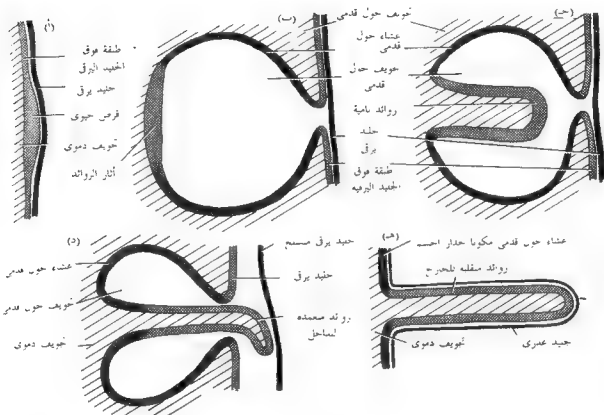
شكل (١٤ - ٧) الأقراس الحويية في يرقة *Drosophila* ناضجة (منظور بطني) .
(عن : بوفستين Bodenstein عام ١٩٥٠)

وتنشأ الأجنحة أيضاً من اقراص حيوية للطور الياقع ، وفي بعض حشرات غمدية الأجنحة تنشأ الجناح كإنبعاज للخارج لطبقة البشرة أسفل الجليد اليرق ، ولكن في كثير من الحالات تنشأ في التجويف الحول القدي . في جنس *Pieris* تبو اقراص الطور الياقع ظاهرة في الجنين وتنمذ في العمر اليرق الثاني أو الثالث (شكل ١٤ - ٩) . وفي العمر الرابع يبدأ نمو الجناح كإنبعاج بادل التجويف الحول قدي وأخيرا ينقلب للخارج في إنسلاخ اليرقة إلى عذراء . من جهة أخرى نجد أنه في ذباب *Drosophila* يتم انمعاذ التجويف حول القدي قبل فقس اليرقة ولكن تغلفات الجناح لا تتكون إلا في العمر الثاني ، وتنمو بسرعة في العمر اليرق الثالث وتنقلب للخارج عند الإنسلاخ إلى طور عذراء .

ويعتبر النمو الداخلي للجنح أكثر تعقيداً ، حيث أنه يشمل زيادة مساحته إلى درجة كبيرة وتكوين العروق به ولتوضيح ذلك نوضح كيفية نمو الجنح في ذباب *Drosophila*

عندما يتكون الجليد العزري يبرز الجناح للخلف على هيئة أسطوانة جوفاء من الخلايا ثم يتقابل السطحان العلوي والسفلي للجناح فيما عدا على امتداد خطوط معينه حيث تستمر هذه الامتدادات كمحافظ أو تجاويف (شكل ١٤ - ١٥ ، ب) وعند إلقاء السطح العلوي بالسطح السفلي للجناح قد يلتحم الغشائتان القاعدتان هما ويتكون غشاء واحد مركزي سيختفي فيما بعد . وتوجد أربع محافظ بطول امتداد براعم الأجنحة وينقسم الجزء البعيد للمحفظة الثانية إلى قسمين . ويتصل بالمحفظة الثانية عصب وقصة هوائية وخلال تلك المرحلة التي تقابل تقريبا ست ساعات من بعد تكون الجليد العزري يبدأ وضع جليد المذراء . بعد ذلك يتم فصل السطح

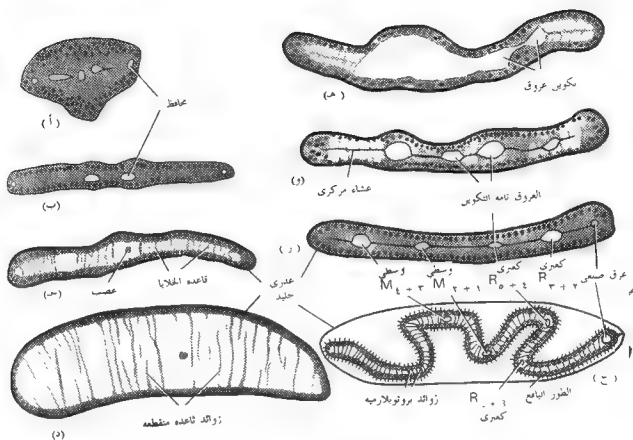
العلوى عن السطح السفلى للجناح بواسطة زيادة ضغط الدم (شكل ١٤ - ١٠ ج ، د) . في بداية الأمر تتمدد الخلايا عبر الفجوة المتكونة على هيئة خيوط ضيقة واصله بين السطحين وأخيراً تتمزق هذه الاتصالات إلا بعد الحواف . ويتكون انتفاخ أقل في المدى في حشرات *Tenebrio* (رتبة غمدية الأجنحة) و *Habrobracon* (رتبة غشائية الأجنحة) وربما يساعد الانتفاخ على تمدد جليد العنواء المتكون حديثاً إلى أقصى درجة حتى يستطيع الإستمرار في نمو جناح الحشرة الكاملة .



شكل (١٤ - ٨) يرسم مينا كيفية نمو زوائد الجسم داخل تجويف أسفل الجليد فوق ذات تحول تام .

أ، ب، ج - في برقة نامية . (د) أثناء اتساع البرقة (هـ) عطاء والزوائد بما منقلبه للخارج .

وبعد الانتفاخ يعاد تقلص الجناح . وتنضم طبقات البشرة لكلا الجانبين حول الحواف (شكل ١٤ - ١٠ هـ) ثم يمتد التقلص تجاه الداخل مؤدياً إلى تكوين غشاء مزدوج مسطح (شكل ١٤ - ١٠ و) خلال هذه المرحلة يستكمل تكوين عروق الجناح بطول الخطوط التي تظل فيها طبقتا البشرة متباعدتين (شكل ١٤ - ١٠ ف) . وفي بداية الأمر تظهر العروق واسعة ولكنها تستدق باستمرار تمدد الغشاء . وينشط الانقسام الخلوي خاصة أعلى العروق بحيث تظهر خلايا عماديه مزدهجة بتلك المناطق . أما في المناطق الأخرى فتظهر الخلايا المفلطحة وأخيراً يفرز الجناح الكامل التكوين جليد الحشرة الكاملة (شكل ١٤ - ١٠ ل) (وادينجتون Waddington ، عام ١٩٤١) .



شكل (١٤ - ١٠) : قطاع عرضي في جناح ناصي في حشرة *Drosophila* (أ، ب) مراحل متتالية في طريقة سكاكية قبل الصدر . (جـ د إلى ز) مراحل متقدمة في الصدر . (عـ هـ) وادنجتون Waddington عام ١٩٤٩ .

وعموما يتم إغلال العضلات الرقية في طور العنراء ويعد بناء عضلات الحشرة الكاملة ، ولكن الوقت المحدد لذلك يختلف حيث أن بعض العضلات الرقية لها وظائف مميزة في طور العنراء ويتأخر هدم مثل هذه العضلات قليلا عن هدم بعض العضلات الأخرى . فمثلا في ذباب جنس *Drosophila* تبدأ معظم عضلات الرأس والصدر في التهدم قبل تكوين العنراء ويتجزأ قبل تعذر الرقة في حين أن العضلات الموسعة في البلوغ لا يحدث بها أى تغير إلا بعد التعذر ويبدو أن هذه العضلات مهمة لإنجاح الرأس للخارج عند التعذر وبعد ذلك تنحل . وبالإضافة إلى ذلك يستمر وجود زوج من العضلات في كل عقلة بطنية إلى فترة متوسطة في طور العذارى . ويعتقد إن هذه العضلات تساعد في تأسيس التعقيل لبطن العنراء وذلك بواسطة تداخل كل عقلة بالعقلة السابقة لها .

ويبدأ اغلال العضلات بجميع الحواف المحيطية بالألياف وبلى ذلك انفصال الألياف ، في جنس *Ephestia* تنفذ الخلايا الملتهمه بين الأغشية العضلية وتساعد في عمليات الهدم . ثم تنهار الأغشية العضلية وتفصل العضلات من أماكن إتصالها وتجزأ وتلتهم الخلايا الملتهمه البقايا المتحللة .

ويتم تكوين العضلات الجديدة دائما من مولدات الخلايا العضلية الحرة ولكن تم اعاده بناء العضلات

بطريقتين : ففي رتبة غمدية الأجنحة وشبكية الأجنحة تحتوى العضلات الرقية على مجموعتين من الأنوية : الانوية العاملة الرقية وأنويه صغيرة أخرى منتشرة في السيتوبلازم . وعند التحول ، تتضاعف الأنوية الصغيرة وتشارك مع السيتوبلازم في تكوين خلايا عضلية وتهاجر هذه الخلايا بجسم العضلة وترتبط معا في خيوط لتكون أليافاً جديدة . ومن جهة أخرى في حشرات رتبة ثنائية الأجنحة وغشائية الأجنحة ، تكون مولدات الخلايا العضلية التي تنشأ خارج العضلات الرقية مسؤولة عن تكوين عضلات الحشرة البالغة إما عن طريق الالتصاق خارجياً أو النفاذ داخل الغشاء العضلي لكي تكون أليافاً جديدة .

أحياناً كما في جنس *Simltium* و *Chironomids* توجد عضلات الحشرة الكاملة أصلاً في الطور اليرقي على هيئة آثار من ألياف عديمة الوظيفة . فمثلاً العضلات الطولية الظهرية في جنس *Simltium* يصل قطرها إلى 4 ميكرون في العمر اليرقي الأول . وفي الأعمار اليرقية التالية يزداد نمو هذه الألياف ويزداد بها عدد الأنوية . وفي الطور العنبري التمهيدى تنقسم هذه لتكون العدد النهائي للألياف وثناء ذلك تظهر الألياف العضلية لأول مرة ، وتستمر في النمو إلى ما بعد الإنسلاخ النهائي بفترة قصيرة (هنتون ، Hinton عام ١٩٥٩) .

القناة الهضمية Alimentary Canal : يعاد تشكيل القناة الهضمية بدرجة كبيرة في تلك الحشرات التي تختلف فيها طبيعة التغذية في الطور اليرقي عنها في الطور الياقن . في حشرات رتبة غمدية الأجنحة ، تم إعادة بناء المعى الأمامي والخلفي عن طريق إعادة تجديد نشاط الخلايا الرقية بدون أن يصحب ذلك انحلال للخلايا . ولكن حشرات رتبة حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة تنشأ أعضاء جديدة من الأقراص الحيوية للطور الياقن التي تبو على هيئة مراكز متكاثرة في أطراف المعى الأمامي والخلفي وتطرح الخلايا الرقية بداخل تجويف الجسم .

وفي الحشرات تامة التحول ، يتم تجديد كامل للمعى الأوسط ، ويعاد تشكيله غالباً من الخلايا المجردة التي توجد بقاعدة النسيج الطلائى وتكاثرت هذه الخلايا وتكون طبقة حول الخلايا الرقية من الخارج . وبالتالي تقع الخلايا الرقية في تجويف القناة الهضمية الجديدة .

وقد تتكرر هذه العملية مرتين ، الأولى عند تكوين العذراء والثانية عند تكوين أنسجة الحشرة الكاملة ويعتقد إن المعى الأوسط الخاص بالعذراء يساعد الحشرة على هضم بقايا أنسجة المعى الأوسط المطروحة في البرقة ويجري تشكيلها لتستعمل في عملية إعادة البناء .

أنابيب مليجي Malpighian tubules : في بعض الحالات تمر أنابيب مليجي من البرقات إلى الطور الياقن بدون تغير أو يحدث بها تعديل ضئيل كما هو الحال في رتبة حرشفية الأجنحة . ونظام أنابيب مليجي في برقات حرشفية الأجنحة من النوع المستتر Cryptonephridial arrangement حيث يوجد ارتباط وثيق بين أنابيب مليجي والمعى الخلفي ولكن عند التحول ينحل الجزء البعيد المرتبط بالمستقيم أما الجزء القريب فيتحول إلى أنابيب الحشرة البالغة (كريفاستافا وخارى ، Srivastava and Khare عام ١٩٦٦) .

وفي حشرات رتبة غمدية الأجنحة يعاد بناء الأنابيب من خلايا متخصصة من الأنابيب الرقية ، أما في حشرات رتبة غشائية الأجنحة فيتم هدم الأنابيب التي توجد في البرقات نهائياً وتستبدل بأنابيب جديدة تنشأ من طرف المعى الخلفي .

الجسم الدهني Fat body : يعتمد مصير الجسم الدهني عند التحول على درجه إعادة بناء الأنسجة الأخرى . وفي رتبة غمدية الأجنحة حيث تستمر أنسجة يرقية كثيرة بلون تغير تكون درجة استنفاد الجسم الدهني قليلة . ولكن عند وجود عمليات إعادة بناء كثيرة قد ينحل الجسم الدهني كليا . وفي هذه الحالة يعاد تشكيلة في الطور اليافع من عدد قليل من خلايا دهنية يرقية أو كما في جنس *Musca* من خلايا النسيج الأوسط الموجوده *mesenchyme* (ميزنكيم) بدخل الأقراص الحيويه الطور اليافع .

أجهزة أخرى Other systems : عموما عند التحول لا يحدث تغير كبير بالجهاز القصى سوى بعض نموات قصية جديدة لتزويد إحتياجات الطور اليافع الخاصة مثل تزويد عضلات الطيران ؛ وقد يشمل التحول ايضا إزالة بعض العناصر اليرقية الخاصة . ومع ذلك فقد يحدث تحديد شامل للجهاز القصى كما في جنس *Calliphora* وهذا يتم بواسطة مجاميع صفرة من الخلايا تنتشر بمجدار القصبات الهوائية لليرقة . ويحدث تغير بسيط في الجهاز الدورى عند تحول اليرقة إلى الطور اليافع .

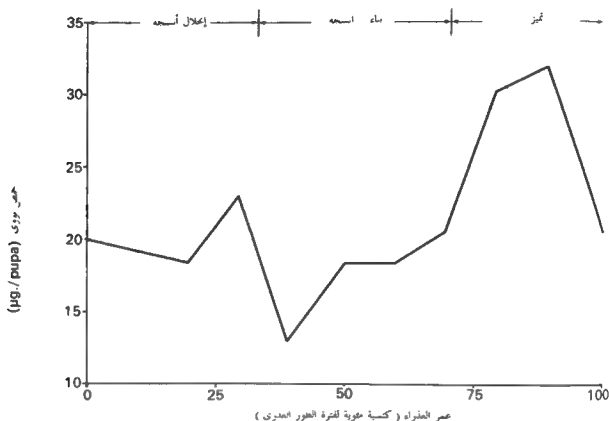
يرتكر تركيب الجهاز العصبي المركزى عند التحول . في معظم الحشرات تامة التحول ، وخاصة الأنواع المتخصصة . ويصاحب هذا التركيز حركة العقد العصبية الخلفية إلى الأمام مما يؤدي إلى تقصير طول الموصلات البين عقدية ، وعلى سبيل المثال ، فيوجد يورقات جنس *Pieris* بالإضافة إلى العقد العصبية بالرأس ٣ عقد عصبية صدرية و ثمانى عقد عصبية بطنية . وفي الطور اليافع تلتحم العقد العصبية الصدرية بالصدر الأوسط والخلفى مع العقد العصبية الأولى والثانية البطنية وبالتالي تتكون عقدة عصبية مركبة توجد بالقرب وخلف عقده الصدر الأمامى العصبية *Prothoracic ganglion* . وتظل العقد العصبية بالثلاث عقل بطنية التالية منفردة ولكن تلتحم الثلاث عقد الباقية معاً لتكون ثانى عقدة عصبية مركبة وخلال هذه التغيرات ينحل غلاف النسيج الضام حول العصبي ويضم الغلاف العصبي ويعاد بناء النسيج الأول مما تبقى من الخلايا العصبية *glial cells* . يزداد عدد الخلايا العصبية وهذا يكون مصحوب بزيادة في عدد الخلايا العصبية (هيوارد , Heywood عام ١٩٥٥) .

يشد عن هذه القاعدة الحشرات الراقية من رتبة ثنائية الأجنحة حيث يوجد باليورقات جهاز عصبي أكثر تركيزاً عن الذى يوجد بالطور اليافع .

التغيرات الكيميائية الحيوية Biochemical changes : خلال طور العنار نجد أن نشاط عمليات الأيض التى تقاس بكمية الأكسجين المستهلكة ، تنخفض في بادىء الأمر ثم ترتفع ثانيا حيث تأخذ منحنى يشبه شكل حرف U ويتوافق انخفاض معدل التمثيل الأيضى مع فترة انحلال الخلايا ، في حين أن الإرتفاع التالى في هذا المعدل يتوافق مع مرحلة بناء وتميز الأنسجة . وتنتج هذه التغيرات من تغيرات مماثلة في نشاط الإنزيمات الأكسدة . والمواد الحاضنة الأساسية التى تستخدم خلال طور العنار هي الدهون بالإضافة إلى كميات بسيطة من كربوهيدرات ولكن في جنس *Apis* تغير المواد الكربوهيدراتية هي المواد الأساسية المستخدمة .

وعموما توجد معلومات قليلة فقط عن الأيض التروجينى *nitrogen metabolism* في فترة التحول ، بالرغم من أهميته في عمليات انحلال وبناء الأنسجة . وكمية التروجين الكلية ثابتة خلال طور العنار ولكن توجد تغيرات فقط في نسبة البروتين التروجينى : نتروجين في مركبات ذات وزن جزئى صغير مثال البيبتيدات والأحماض

لأمنية . ويوجد بالميمولف زيادة بسيطة في تركيز بعض الأحماض الأمينية الحرة أثناء انحلال الخلايا وانخفاض في تركيز أثناء عمليات بناء الخلايا . ومع ذلك فهذه التغيرات أصغر بكثير عن تلك المتوقعة نظرا لمدى عمليات إعادة بناء الأنسجة ولا يرتفع تركيز أحماض أمينية حرة أخرى في الميمولف وربما لأن بروتينات البرقة تهلم فقط إلى سبتيدات مركبة complex peptides ويعاد بناؤها إلى بروتينات الطور الياقاع (شين وليفنيوك Chen and levenbook, عام ١٩٦٦) . ويزداد ريبوسومات R N A المتعلقة بالتخليق البروتيني أثناء مرحلة بناء الأنسجة (شكل ١٤ - ١١) .



شكل (١٤ - ١١) : تغيرات في كمية الحمض النووي الريبوسومي ribosomal RNA في مراحل مختلفة لطور عذراء ذباب جنس *Calliphora* (عن أجرييل Agrell سنة ١٩٦٤).

وعند التعذر لوحظ انخفاض ملحوظ في تركيز بروتينات الميمولف ويرجع ذلك إلى دخول البروتينات داخل خلايا الأنسجة . بعض الخلايا لها القدرة على الامتصاص الاختياري لبروتينات معينة ويعتقد أن هذه البروتينات قد تكون مشتركة في نقل الليبيدات والكربوهيدرات المزدوجة المجاميع (لوفتون ووست Loughton and West, عام ١٩٦٥) .

وتتطرد فضلات تمثيل العذراء pupal metabolism في صورة غائط العذراء meconium عند خروج الحشرة

اليافعة . خلال طور العذارى يحدث تراكم لحمض البوريك وخاصة أثناء فترة إغلال الخلايا ، في حين أنه في حشرات رتبة حرشفية الأجنحة وغشائية الأجنحة يمثل حمض الونثويد *allontoic acid* الجزء الأكبر من الفضلات التروجينية للعذارى . أما في جنس *Phormia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فتتراكم اليوريا أثناء مرحلة نمو الطور اليافع مما يشير إلى أن هذه المادة تمثل نواتج إغلال المواد التروجينية في هذه الحشرة .

١٤ - ٢ - ٣ العوامل التي تتحكم في التحول

تتحكم الهرمونات في التحول إلى المظهر اليافع هذا ولو أن النمو وهرمون الإنسلاخ يجبران طبقة البشرة على أن تتخذ مظهر الطور اليافع إلا أنها لا تسبب في تطور جزء معين من الجسم وقد تظهر بعض درجات التمييز لأنسجة الطور اليافع في الجنين .

توجد بعض الأدلة التي تشير إلى أنه يوجد في الكثير من الأعضاء مركز تمييز *differentiation centre* يتحكم و تطور ونمو هذا العضو فعل سبيل المثال يظهر بقاعدة أرجل جنس *Pieris* جزء كمساحة سريعة الإنقسام الخلوي (شكل ١٤ - ٦) ويتنشر الإنقسام الغير مباشر من هذه الخلايا (كيم Kim عام ١٩٦١) . كذلك تبدأ العين في البعوض من جنس *Aedes* كتخليط خلف منطقة العين التي ستكون في المستقبل ومنها تنتشر موجة إنقسامات غير مباشرة إلى الخارج ويكون التخليط عبارة عن قرص بصري *optic placode* ينمو في مساحة سابقة لتحديد فسيولوجيا ويعتقد أن تطور القرص البصري ينشأ عن طريق العوامل التي تنتشر إلى الأمام من الجزء الخلفي في حين أنه في العمر اليرق الأخير تتميز وحدات بصرية *ommatidium* أيضاً تبدأ من خلف وتنتشر إلى الأمام (وابنت R.H. White, عام ١٩٦١) . وكذلك آخر يتحدد نموذج الجناح في جنس *Ephestia* في تنظيم مماثل قد يرجع أيضاً إلى إنتشار بعض العوامل من مركز التمييز الذي يوجد في منتصف الجناح (وبجلورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

١٤ - ٣ إنطلاق الطور اليافع *Adult emergence*

تعرف عملية تحرر الحشرة الكاملة من جليد العذارى أو التحرر من العمر اليرق الأخير في حالة التحول النصفى ، بإنطلاق الطور اليافع *Eclosion* . فينشئ الجليد الملفف في منطقة الصدر على طول خط ضعف يتخذ شكل حرف T في العذارى . ولحلول الشق في الحشرة اليافعة يتطلع الحشرة الهواء لتزيد من حجمها ثم تزيد من حجم منطقة الصدر عن طريق اندفاع الدم إلى الأمام من البطن . أما في حشرات رتبة حرشفية الأجنحة ، وثنائية الأجنحة ، حيث توجد بها عذارى من النوع المكمل يكون الفم مغلقاً بواسطة صفيحة متصلبة قوية وبالتالي لا تستطيع الحشرة اليافعة امتصاص الهواء مباشرة بداخل قناتها الهضمية ، وبالرغم من أن بعض الثغور التنفسية للطور اليافع التمهيدى تصل بالثغور التنفسية للعذارى إلا أن هذا الإتصال لا يوجد في ثغور أخرى بل تفتح أسفل جليد العذارى . وبالتالي تتمكن الحشرة من ضخ هواء من خارج الجهاز القصى إلى الفراغ المحصور بين جليد العذارى وجليد الحشرة اليافع وتمكن الحشرة من ابتلاع هذا الهواء لكى تزيد من حجم جسمها (هنتون Hinton, عام ١٩٤٦) .

وبعد شق الجليد تسحب الحشرة نفسها وتفرد أجنحتها باندفاع الدم خلالها . وفي كثير من الحشرات تعلق الحشرة اليافعة حديثة الإنطلاق نفسها مقلوبة رأساً على عقب حيث تساعد قوة الجاذبية على فرد الأجنحة .

١٤ - ٣ - ١ الخروج من الشرقة

في حالة تغلف العنزة بخليه أو شرقة يكون على الحشرة التحرر من هذه الأغلفة أيضاً . أحياناً يكون الطور اليافع التمهيدى قادر على درجة من الحركة تمكنه من الإنطلاق وهو مازال بداخل العنزة وهذا هو الحال في العذارى القاطعة أو ذات الفكوك المتحركة *decticous pupae* التى تستعمل الفكوك عن طريق حركة من عضلات الطور اليافع في قطع الشرقة . أحياناً كما في حشرات رتبة *Trichoptera* تكون أجزاء فم الطور اليافع غير فعالة ولذا تكون الوظيفة الوحيدة للعضلات الفكوية للطور اليافع هى تشغيل فكوك العنزة عند إنطلاق الطور اليافع وتنحل هذه الفكوك فيما بعد . وتتحرك العنزة بعيداً عن الشرقة قبل انطلاق الطور اليافع وبمساعدها في ذلك وجود زوائد الجسم حرة بالإضافة إلى وجود أشواك متجهه للخلف على جليد العنزة تساعد في الحركة إلى الأمام .

وفي أنواع العذارى غير القاطعة أو عديمه الفكوك *adecticous* فتوجد وسائل أخرى تستعمل للخروج من الشرقة . وفي الحشرات التابعة تحت رتبة *Monotrysia* والحشرات البدائية من تحت رتبة *Ditrysia* من رتبة حرشفية الأجنحة فتتمكن العنزة الاتجاه إلى الأمام بمساعده الأشواك المتجهة إلى الخلف على الجسم فتدفع العنزة طريقها خلال جدار الشرقة نتيجة لوجوده شفه مرتفعة أو حدية على الرأس تعرف بقاطعة الشرقة *cocoon cutter* ولا تتحرر العنزة كلية من الشرقة ولكن الجزء الأمامى يبرز إلى الخارج والجزء الخلفى يحتجز عن طريق أشواك متجهه إلى الأمام يحمله على العقلة البطنية التاسعة أو العاشرة . ونتيجة لتثبيت جليد العنزة بهذه الوسيلة تتمكن الحشرة اليافعة من شد نفسها على البيئة التى توجد عليها وبسهولة عليها أن تسحب نفسها متحررة من جليد العنزة . وتوجد قواطع الشرقة أيضاً في الحشرات التابعة تحت رتبة *Nematocera* من رتبة ثنائية الأجنحة ولكن غالباً توجد القواطع على هيئة تراكيب مركبة .

وفي كثير من الحشرات ذات العذارى غير القاطعة ينطلق الطور اليافع من العنزة وهو مازال داخل الشرقة ويتحرر من الشرقة فيما بعد وجليدها مازال ليناً وغير متفرد . كما يحدث في الحشرات الراقية التابعة تحت رتبة *Ditrysia* التى تسهل تحورها رقة أغلفه الشرقة ، أو بوجود صمام في أحد أطراف الشرقة من خلاله تستطيع الحشرة أن تدفع طريقها للخارج في حين أن هذا الصمام يمنع دخول حشرات أخرى . شرقة جنس *Saturnia* من هذا النوع (شكل ١٤ - ١٢ ب) أما في حشرات فصيلة *Megalopygidae* فيوجد باب مسحور في أحد أطراف الشرقة . وبعض حشرات حرشفية الأجنحة تفرز مادة تلين مادة الشرقة ، فمثلاً في جنس *Cerura* يخرج من فتحة الفم إفراز يحتوى على إيدروكسيد البوتاسيوم الذى يلين إحد أطراف الخلية المصنوعة من رقائق خشب ملتصقة . وبهذه الوسيلة تتمكن الحشرة من دفع طريقها إلى الخارج وهى محمية ببقايا جليد العنزة ، وديدان القز *Bombyx* تفرز انزيم *protease* الذى يؤثر على مادة سريسين *Sericin* الحرير ، وكذلك تتج قليل من حشرات فصيلة *Noctuidae* إفرازات تلين الشرقة .

ولدى الحشرات التابعة تحت رتبة *Cyclorrhapha* تركيب يُسمى مئانة جبية *Ptilinum* تسهل لها الانطلاق من الجليد العنرى كذلك تساعد الحشرة في الحفر لتصل إلى سطح الأنقاض التي تدفن بها العذارى . والمئانة الجبية عبارة عن كيس غشائي يقلب عن طريق ضخ الدم به بواسطة انضغاط البطن بحيث تضغط على الجليد العنرى الذي ينشق على طول خط ضعيف . وتكون المئانة الجبية كاملة التركيب في الحشرات التابعة *Schizophora* ولكنها توجد كتركيب أثرى في حشرات فصيلة *Syrphidae* . وتختلف درجة تصلب جدار الجسم التي تتم في هذه الحشرات قبل الخروج من الشرائق ففي بعض الحشرات يستمر الجليد لين إلى بعد انطلاق الطور اليافع وفي الحشرات أخرى خاصة المتحركة منها يتصلب الجليد قبل الخروج من الشرنقة . أى أن في جنس *Calliphora* يتم فردة عند تحرر الحشرة اليافع (كوتريل , Cottrell , عام ١٩٦٤) . في حشرات رتبة حرشفية الأجنحة لا يفرد جسم الحشرة كثيراً بعد انطلاق الطور اليافع وبالتالي تكون درجة تصلب الجليد كثيفة قبل خروج الحشرة من الشرنقة إلا الجناح فيكون مطوياً .

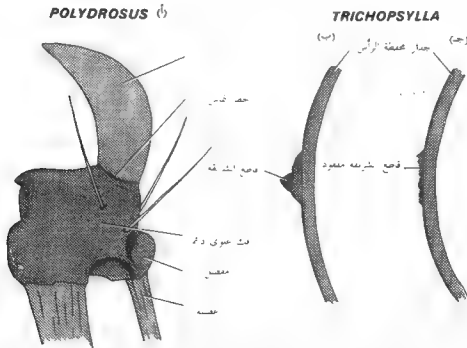
وتنطلق بعض الحشرات الأخرى من العنراء وتتصلب بالكامل قبل الخروج من الشرنقة وقد توجد بعض الزوائد التي تساعدها في ذلك . فمثلاً حشرات رتبة غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة لديها فكوك قوية تساعدها في قرض طريقتها للخارج وفي بعض حشرات السوس من تحت فصيلة *Otiorrhynchinae* يحمل طرف الفك العلوى زائدة تعرف بالفك الكاذب *False mandible* (شكل ١٤ - ١٢ - ١) بواسطة تمكن الحشرة من الخروج من الشرنقة ، وفي معظم الأنواع تفقد هذه الزائدة فيما بعد . من ضمن فصيلة *Cynipidae* حشرات لا تنفذ في الطور الكامل وتهرب هذه الحشرات من جسم العائل التي تتعذر اليرقات بداخله بواسطة الفكوك ، وتعتبر هذه الوظيفة الوحيدة للفكوك في الحشرة الكاملة .

ويتم تصلب جليد الطور اليافع في البراغيث قبل خروجه من الشرنقة وقد تبقى هذه الحشرات بداخل الشرنقة لفترة بعد انطلاق الطور اليافع . أما خروجها فيم عادة نتيجة تنبيه أو إزعاج ميكانيكي وفي بعض الأنواع يسهل الخروج من الشرنقة وجود قاطع شرنقة *Cocoon Cutter* يعمل على الجبهة . في *Trichopsylla* يكون قاطع الشرنقة غشاء ساقطاً (شكل ١٤ - ١٢ ب ، ج) . أما في ذكور الحشرات التابعة لرتبة *Strepsiptera* فتستعمل الفكوك في إحداث قطع في منطقة الرأس صدرية للعمر اليرقي الأخير الذي تتعذر بداخله . وذلك عن طريق إبراز منطقة الرأس صدرية هذه اليرقات خارج جليد العائل ليتسنى خروج الطور اليافع (هنتون , Hinton , عام ١٩٤٦) .

١٤ - ٣ - ٢ إطلاق الطور اليافع في الحشرات المائية

قد تنطلق بعض الحشرات التي تتعذر بالماء وهي ما زالت أسفل سطح الماء وتسيح الحشرة اليافعة على السطح . في حين أن حشرات أخرى قد تطفو فيها العذارى على السطح قبل إطلاق الطور اليافع . وفي الحشرات التابعة لفصيلة *Blepharoceridae* يحدث بعض التصلب للطور اليافع وهو بداخل جليد العنراء بحيث يصعد إلى سطح الماء عند إنطلاقه ومنها يطير في الجو . أما في جنس *Simulium* و *Acentropus* فصعد الحشرة إلى سطح الماء

بداخل فقاعة هواء . وتحصل حشرات جنس *Ancentropus* على هذه الفقاعة من الهواء المحصور بداخل الشرنقة و حين أن حشرات جنس *Simulium* تضخ هواء في الفراغ بين جليد العذراء والحشرة الياقة وبالتالي ينطلق الطور الياقع بداخل فقاعة هوائية وتمتكن الحشرة من فرد أجنحتها بداخلها قبل الوصول إلى سطح الماء وتطفو عذاري فصيلة *Culicidae* على سطح الماء في حين إن عذاري حشرات أخرى مثل جنس *Chironomus* تكون مغمورة عادة في الماء ولكن قبل انطلاق الطور الياقع بقليل تتمكن من الطفو عن طريق دفعها للهواء أسفل جليد العذراء أو زيادة حجم الجهاز القضي بها . وبواسطة أشواك متجهة إلى الخلف تتمكن هذه العذاري من التحرر من الشرنقة أو الأنابيب اليرقية وتصعد إلى سطح الماء . وكثير من حشرات التابعة لرتبة *Trichoptera* تصعد إلى سطح الماء وهي في الطور الياقع التمهيدى ويساعدها في العموم الأهداب التي تحمل على زوج الأرجل الوسطى وقد تستمر الحشرة في العموم إلى أن تجد دعامة صلبة تزحف عليها للخارج . و حشرات رتبة *Trichoptera* أخرى يزحف الطور الياقع التمهيدى إلى سطح الماء . أما في حشرات رتتي *Odonata* و *Plecoptera* فيزحف العمر اليرقى الأخير على نباتات منبثقة من الماء بحيث ينطلق منها الطور الياقع من أعلى سطح الماء . وتصعد يرقات رتبة *Ephemeroptera* أيضا إلى سطح الماء الذي ينطلق منها الطور قبل الياقع *Subimago* وليس الطور الياقع . ويشبه الطور قبل الياقع إلى حد كبير الطور الياقع فيما عدا أن الأرجل والحويط الذيلية تكون قصيرة والأجنحة تكون صف شفافة بدل من شفافة وتحمل أهدابا شعرية ويتمكن الطور قبل الياقع من الطيران عقب انطلاقه مباشرة . ولكن سرعان ما يستقر على مكان قريب وينسلخ إلى الطور الياقع



شكل (١٤ - ١٦) : (أ) الفك العلوى الأيسر لحشرة *Polydrosus* (رتبة عملية الأجنحة) عند الانطلاق من الطور (ب) الجزء الأمامى من الرأس لـ *Trichopsylla* (رتبة قاطع الشرنقة) (ج) الجزء الأمامى من الرأس لـ *Trichopsylla* بعد فقد قاطع الشرنقة . (ع : هنتون Hinton عام ١٩٤٦).

١٤ - ٣ - ٣ توقيت انطلاق الطور اليافع

من المهم أن يوجد توقيت لإنتلاق الطور اليافع في أنواع الحشرات وبالتالي يتفق بداية تاريخ الحياه زمنياً مع ظروف بيئية ملائمة عىء وتسهل مقابلة الجنسين معا . ويتبع عن التزامن مع البيئة تفاعل عام للبيئة مع أفراد النوع الواحد .

ولدرجات الحرارة تأثير فعال حيث أنها تؤثر إلى حد كبير على معدل النمو ودرجة نشاط الحشرة . وأحيانا قد توجد فترة سكون . وفي الحشرات التي تعمر لفترة طويلة قد يلعب السكون دوراً مهماً في التوافق الزمني للإنتلاق حتى يتيسر تقابل الجنسين .

ومن الشائع في الحشرات أن تنطلق الذكور قبل انطلاق الإناث بفترة قصيرة لو أن الفرق الزمني ليس طويلاً وهذا هو الحال في الجراد (هاملتون, Hamilton عام ١٩٣٦) والبعوض (كليمنتز, Clements عام ١٩٦٣) . وقد ينحس ذلك جزئياً على صغر حجم ذكور هذه الحشرات عن إناثها .

وبخلاف التأثيرات الموسمية العامة فكثير من الحشرات يتم إنتلاق طورها اليافع في فترة محدودة أثناء اليوم ، قد تكون ضليلاً أو في الصباح المبكر . وهذا قد يكون له تأثير تكيفي يعطي للحشرة نوع من الحماية من المفترسات حيث تكون قابلة للتفتك في الفترة التي تسبق قدرتها على الطيران . فمثلاً في بريطانيا عندما يكون العمر البرق الأخير لحشرة جنس *Anax* (رتبة الرعاشات) على وشك الانسلاخ تترك الحشرة الماء حوالي الساعة ٢٠ أو ٢١ وبالقرب من الساعة ٢٣ تكون معظم الحشرات قد تم إنتلاقها وتبدأ في فرد أجنحتها . وفي وقت انطلاق جنس *Sympetrum* (رتبة الرعاشات) ومعظم الرعاشات تنطلق بأسلوب مماثل ولو أن بعض الأنواع في المناطق المعتدلة قد يحدث انطلاقها أثناء النهار وقد يرجع ذلك إلى تأثير درجات الحرارة المنخفضة أثناء الليل على نشاط الحشرة .

وانطلاق الطور اليافع في جنس *Drosophila* يتم عادة في حدود الـ ٣ - ٤ ساعات الأولى من ضوء النهار و ظروف يكون فيها النهار ١٢ ساعة يقابله ١٢ ساعة إظلام ويعتقد إن الحشرات تفشل في الإنتلاق أثناء الظلام وبالتالي تمنع العديد من الحشرات المستعده عن الانطلاق ليلاً إلى حين حلول فترة الإضاءة ومع ذلك يعتقد (هاركر Harker عام ١٩٦٥) . أن طول مراحل النمو المختلفة في العذراء تتحدد بواسطة نقطة في دورة الإضاءة التي تدخل بكل مرحلة وإن مجموع هذه التأثيرات تؤدي إلى انطلاق جماعي في الساعات القليلة الأولى من الضوء .

ويتم انطلاق *Aedes taeniorhynchus* أيضاً في فترة زمنية محددة أثناء النهار ولكن يتم إنتلاق حضنه مختلفة في أزمنة مختلفة ويتوقف ذلك على حراره الجو أثناء نمو طور العذراء . ويحدث التوافق الزمني لحضنه معينه نتيجة إتجاه اليرقات للتعرض عند غروب الشمس .

القسم الرابع

الجهاز العصبي والجهاز الحسي

The nervous and sensory systems

الفصل الخامس عشر الجهاز العصبي THE NERVOUS SYSTEM

١٥ - ١ فسيولوجيا الجهاز العصبي Physiology of the nervous system

يصل التنبيه بعدة طرق وذلك حسب طبيعة هذا التنبيه ، وصفات أعضاء الحس . وتحول الطاقة المستقبلة داخلية الحسية كنتيجة للتنبيه إلى طاقة كهربائية وهذه تؤدي إلى إنتاج نبض عصبي nerve impulse ينتقل عبر المحور العصبي إلى الجهاز العصبي المركزي . وهنا يعبر الشبك العصبي مباشرة عبر واحدة أو أكثر من الخلايا العصبية . وتستمر عبر خلية عصبية محرّكة ، مارا بالشبك النهائي لإحداث أو إنتاج أى استجابة من العضو المؤثر effector organ والذي يكون عادة عضله .

١٥ - ١ - ١ استقبال ونقل التنبيه

تستقبل أنماط مختلفة من التنبيهات ميكانيكية أو بصرية أو كيميائية بطرق مختلفة ويدخل في ذلك أعضاء حسية مختلفة ، وقد يحدث التنبيه الميكانيكي بعض التشويه الآلى لأفرع الشعيرات . وقد يحدث التنبيه الكيميائي بعدة طرق غير معروفة ، ولكن من المفترض أن السكر يكون معقدات مع جزيئات المستقبل في مكان المستقبل . بينما قد يدخل في الاستقبال أو التنبيه البصري هدم أو ضعف لبعض الصفات الحساسة للضوء . وأياً كانت طريقة التنبيه ، فإن الطاقة المستقبلة بواسطة الخلايا الحسية تتحول إلى طاقة كهربائية . وبطريقة ما فإن التنبيه يؤثر على نفاذية غشاء البلازما لفريعات الخلية العصبية ، وبالتالي يحدث لها انعكاس الاستقطاب . والجهد الناتج في الفريعات نتيجة لانعكاس الاستقطاب يسمى بجهد المستقبل receptor potential . الذي يختلف في الحجم ويتدرج حسب طول تنبيه الضعيف ينتج فقط جهد مستقبل ضعيف ويؤدي جهد المستقبل إلى نمو مولد الجهد generator potential . على الرغم من أنه من المحتمل ألا يمكن التفرقة بين كلا الجهدين في الحشرات ، فإنه من المعتقد أن مولد الجهد يظهر في منطقة الخلية العصبية perikaryon ، يتدرج كذلك مثل جهد المستقبل ، كما أنه إذا زاد عن حد حرج معين ، فإنه يتذبذب أو يوقف كل أو جزء من النصف العصبي في المحور العصبي . (ديفس ١٩٦١) .

١٥ - ١ - ٢ النبض العصبي

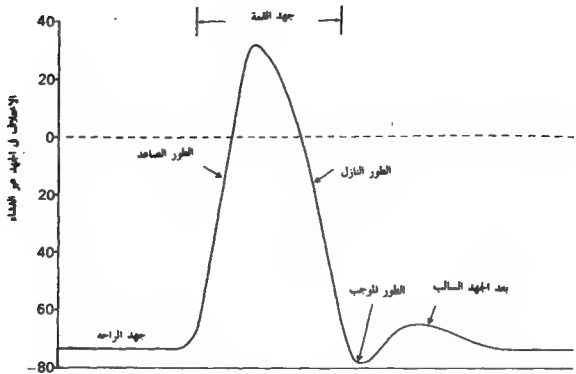
لم يدرس إنتاج وتوصيل النبض العصبي في الحشرات ولكن يبدو أنه مماثل لما يحدث في غيرها من الحيوانات

(ناراهاش ١٩٦٣ ، ١٩٦٥) . وتعتمد نظرية التوصيل **Theory of conduction** ، لحد كبير ، على التوصيل العصبي .

الجهد الغشائي Membrane potential : يختلف التركيز الأيوني الذي يوجد في المحور عن ذلك الموجود في السائل بين الخلايا ، على الرغم من أن غشاء البلازما منفذ حر . الصوديوم يُدفع إلى خارج المحور وبالتالي فإن تركيزه في الداخل يكون أقل بكثير من الخارج . وترتبط تلك الحركة بحركة البوتاسيوم العكسية للداخل وتأثر حركة الأيونات كذلك بالأيونات العضوية غير القابلة للانتشار في المحور ويتم معادل دونان **Donnan equilibrium** على غشاء البلازما ، بتركيز عالي من أيونات البوتاسيوم داخل المحور والتركيز العالي من أيونات الكلوريد في الخارج (جدول ٥) وكنتيجة للتبادل يصبح داخل المحور سالب الشحنة بالنسبة للخارج والجهد الناتج في هذه الحالة يسمى بالجهد الغشائي أو جهد الراحة **membrane or resting potential** ويختلف مقداره وإن كان يقدر في المحور العصبي بحوالى ٧٠ ملليفولت .

جهد العمل (الجهد التأثيري) Action potential : لا يشبه مولد الجهد **generator potential** الذى قد يختلف في مداه أو سحته ؛ يكون له مدى ثابت ويظهر من إنعكاس لغشاء المحور انه يرتبط بتغيير في النفاذية وعندما يحدث نبض عصبي ينه التغيير في النفاذية بواسطة مولد الجهد ، وعندما يمر النبض على امتداد المحور فإن التغيير يكون ذاتياً . ويكون التغيير الأول قليلاً ولكن ملحوظ ، وتحدث زيادة النفاذية للصوديوم كنتيجة لظهور أيونات الصوديوم في داخل المحور تحت معدل التركيز وهذا ينتج حركة سريعة موجبة في النقل على داخل الغشاء ، جهد العمل **action potential** في العرصور بسرعة ٨٠:١٠٠ ملليفولت وتكون المناطق القريبة من المحور ذات شحنة سالبة وعلى ذلك يسير التيار بانتظام للخارج من نقطة انعكاس الإستقطاب في داخل المحور وللأمام على السطح الخارجى (شكل ١٥ - ٢) التى يصل فيها هذا التيار إلى منطقة غشاء الراحة حيث ينتج إنعكاس استقطاب بسيط بحوالى ٢٠ ملليفولت وعليه ترتفع النفاذية للصوديوم . ويكون نقل التيار في داخل الليفة للأمام موجباً ، وتزيد نفاذيته ، كما يحدث بهذه الطريقة موجه من زيادة النفاذية وعلى ذلك يتولد نبض عصبي ، على امتداد الليفة بدون نقص أو تقليل .

وتكون فترة النفاذية للصوديوم قصيرة ويتبعها بفترة زيادة النفاذية للبوتاسيوم كنتيجة لمرور البوتاسيوم لخارج الليفة والتي تصبح سالبة الشحنة في الداخل . وهذا يعتبر مرحلة السقوط (النزول) لجهد العمل . وبالتالي فترة للفترة أو يكون جهد العمل قصير ١ - ٢ (مللى ثانية) . بعد أن يصل الجهد إلى مستوى الراحة فإنه تتجاوز قليلاً نتيجة للنفاذية العالية للبوتاسيوم وهذا يعرف بطور الراحة **positive phase** . وبعدها يعود الجهد ثانية إلى مستوى أعلى قليلاً من العادى (شكل ١٥ - ١) . ويتبع هذا الطور بعد الجهد السالب ، من البوتاسيوم الذى ينطلق في مرحلة الطور النازل **falling phase** لجهد العمل ، الذى يتجمع خارج غشاء المحور . وعلى ذلك يقل ميل البوتاسيوم للحركة وبعد الجهد السالب **negative after potential** تستمر جهد الغشاء لمدة مللى ثانية ، ولكنه في النهاية يصبح عادياً . وفي الحشرات يكون بعد الجهد السالب قصير المدة بالمقارنة بالفقاريات وربما كان ذلك بسبب وجود الفجوات **lacunae** بين ثوابت الغراء العصبي التى تعطى مساحة كبيرة نسبياً التى يمكن للبوتاسيوم أن ينتقل فيها بسرعة . وتبعا لعملية تكون جهد العمل ، فإن التركيب الأيوني في المحور يتغير ، حيث يزيد تركيز الصوديوم ،



شكل (١٥ - ١) . رسم توضيحي للتغيرات في الجهد على غشاء البلازما خلال والتي تحدث أثناء مرور نبض عصبى .

ويقل تركيز البوتاسيوم . وتكون كمية الأيونات التي تشترك قليلة وقد قدرت على أساس أن المحور الذى يصل قطره إلى ٥٠٠ ميكرون يفقد حوالى مليون من أيونات البوتاسيوم عند مرور نبضة واحدة . وعلى ذلك ، إذا استمر عمل المحور لمدة طويلة ، فإنه يحتاج إلى ميكانيكية للاسترجاع (الاسترداد) ، حتى يعود التركيز الأيونى إلى وضعه الأصل . يدخل فى هذه العملية مضخة الصوديوم sodium pump التى تنشط فى اخراج أيونات الصوديوم ، ربما لتضيقها بالبوتاسيوم . وبهذه الطريقة فإن تركيز الصوديوم يقل ببطء ، بينما يرتفع البوتاسيوم إلى مستواه الأصل .

عادة لا يؤدي تنبيه أى عصب إلى إنتاج نبضة عصبية واحدة nerve impulse ولكنه ينتج أكثر من نبضة . حيث أنها جميعا لها نفس المدى (السعة) ، ويمكن معرفة أى معلومات خاصة بالتنبيه ، بعدد الترددات (الذبذبات) للنبضات ، وهذه تتناسب مع حجم مولد الجهد . ومع ذلك يوجد حد للتردد الذى يمكن فيه للنبضات أن تحدث يتابع .

ولا يسبب وجود جهد العمل ، أى تنبيه لإحداث نبض جديد ولا أى نبض من أى مكان يمر فى تلك المنطقة . وتعرف الفترة التى يتم فيها ذلك بفترة الجموح (الرفض) المطلق refractory period وتستمر من ٢ - ٣ ملى ثانية ، وبعد تلك الفترة يمكن لأى نبضة أن تمر ، ولكن بتنبيه قوى ، وعندما يسترجع العصب طبيعته فإن التنبيهات

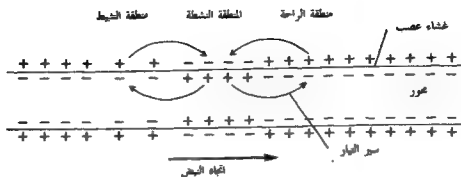
وتتناسب سرعة التوصيل في الليفة العصبية مع قطرها . فالألياف الضخمة أو الكبيرة ذات قطر ٨ — ٥٠ ميكرون لها سرعة توصيل حوالى ٣ — ٧ مللى / ثانية (m.Sec.) والألياف العادية (قطر ٥ ميكرون) توصل بسرعة ١ر٥ — ٢ر٣ مللى ثانية . كذلك تختلف سرعة التوصيل باختلاف درجة الحرارة .

تأثير مكونات الهيمولف على التوصيل العصبى : Effect of hamolymph composition on conduction

حيث أن مرور النبضات العصبية في الأعصاب يتوقف على حركة الأيونات من وإلى المحور العصبى . وحيث أن النبض نفسه يتأثر بتركيز الأيونات في الوسط الذى تمر فيه المحاور (تريهرن ١٩٦٥) فإذا كان مستوى البوتاسيوم في السائل الخارجى مرتفعاً فإن ميل البوتاسيوم للخروج من المحور يكون أقل ، وبالتالي ينخفض الجهد الغشائى . وبالمثل فإن المستوى المنخفض من الصوديوم في الوسط الخارجى ينخفض بارتفاع جهد العمل action potential .

وفى كثير من الحشرات يكون تركيز الصوديوم في الدم مرتفعاً ، بينما ينخفض تركيز البوتاسيوم ولكن في القليل منها وخاصة في الحشرات آكلة العشب مثل حشرة *Carausius* ، يكون العكس صحيحاً حيث يوجد بوتاسيوم أكثر من الصوديوم . وربما يؤثر ذلك على الحالة العصبية بطريقة ما . ولكن هناك يحدث ذلك ، لأن تركيز الأيونات في السائل بين الخلوى في الغلاف العصبى يختلف كلية عن مثيلاتها في الهيمولف ، ويرفع تركيز الصوديوم من تركيز البوتاسيوم (جدول ٥) حتى في هيمولف الصرصور الذى يوجد فيه صوديوم أكثر من البوتاسيوم ، فإن التركيز الأيونى في الغلاف العصبى يكون مختلفاً . وعلى ذلك فإن النسيج العصبى يقع في بيئة المحيطة التى تحتوى المكونات الأيونية لسوائل الجسم . ويمكن حساب تركيز الأيونات في الغلاف العصبى للصرصور على أساس معادلة دونان *Donnan equilibrium* بين السائل في الغلاف العصبى والهيمولف في الخارج . وليس الحال كذلك في *Carausuis* .

حيث يندفع الصوديوم في الغلاف من الهيمولف عن طريق غلاف الحزمة العصبية *perineurium* ، ولكن الميكانيكية التى تجعل البوتاسيوم يستمر على مستوى عالى من التركيز غير معلومة للآن . ويعتبر الكالسيوم ضرورى لعملية التوصيل العصبى ، حيث يرتبط بالجزئيات الموجودة على الغشاء العصبى للعصب . وعندما يحدث إحلال للكالسيوم خاصة بعد كل تنبيه ، فإن نفاذية الغشاء تزيد ويكون الكالسيوم في الغشاء متساوياً مع مثيله في الوسط المحيط ، ويقلل مستوى الكالسيوم الخارجى مع زيادة إنعكاس الاستقطاب في الغشاء والتثبيط العصبى الكامل *nerve block* . وبالتالي فإن الكالسيوم يعتبر مكوناً أساسياً من مكونات الهيمولف . وفى حشرة *Carausius* يعتبر الماغنسيوم مكوناً أساسياً من مكونات الهيمولف ومن المحتمل أنه يقوم بالأحلال محل الصوديوم لحد ما في إيجاد جهد العمل . وفى أنواع أخرى يؤدى التركيز العالى من الماغنسيوم الى تثبيط التوصيل .



شكل (١٥ - ٢) . رسم تخطيطي لتوصيل النقص عبر محور عصبي ، لا يحدث التوصيل لليسار لأن الغشاء في حالة إنكماس refractory نتيجة مرور نبيض عصب (نارواش ١٩٦٥)

جدول (٥) : التركيز الأيوني (ملليمولر) لير في الحبل العصبي واليهولف في حشرة *Carausius* والصرصور (عن تريهرن ١٩٦٦ Treherne) .

التركيز في الحبل العصبي		تركيز اليهولف	أيون
مادة الخلية	السائل		
٨٦	٢١٢	في حشرة <i>Carausius</i>	صوديوم (Na)
٥٥٦	١٢٤	٢٠	بوتاسيوم (K)
٦٢	١٢	٣٤	كاليوم (Ca)
١١	١١٧	٦	ماغنسيوم (Mg)
٦٧	٢٨٤	٦٢	الصرصور
٢٢٥	١٧	١٥٧	صوديوم (Na)
١٤	١٨	١٢	بوتاسيوم (K)
—	١٠٧	٤	كاليوم (Ca)
		١٨٤	ماغنسيوم (Mg)

١٥ - ١ - ٣ التوصيل خلال المشبك العصبي

عندما ينتقل نبض على امتداد محور عصبي . فإن عليه أن يعبر المشبك العصبي ، لكي يبه خلية عصبية أخرى أو مؤثرًا effector ويشمل التوصيل عبر المشبك العصبي مواد كيميائية . ومن المفترض أن المادة المختصة تخزن في حوصلة المشبك العصبي synaptic vesicle وعند قلوب نبض ما فإن الأغشية تنحني حتى تصبح الحوصلة ملاصقة للغشاء الخلوي ، ثم تنطلق المادة الموصلة في فجوة المشبك العصبي synaptic gap وتصبح المادة الموصلة ملاصقة للسطح المستقبل وتتجاوز الغشاء بعد المشبكي post synaptic membrane والذي يصبح منعكس الاستقطاب نتيجة للتغير في النفاذية ويتناسب مدى إنعكاس الاستقطاب مع عدد الحويصلات التي خرجت منها المادة . فهي تنطلق عادة في أعداد صغيرة عشوائياً . نتيجة جهود صغيرة في فروع بعد المشبك . تكون تلك الجهود صغيرة جداً لتنشيط النبض العصبي أو انقباض العضلة ، ولكن عندما يصل نبض عصبي في منطقة الشبك العصبي ، فمر المحتمل أن العدد الكبير من حويصلات الشبك تنطلق بانتظام ، وعلى ذلك فإن أغشية بعد المشبك يحدث في انعكاس استقطاب قوي . ويكون الجهد الناتج كبيراً بالقدر الذي ينشط النبض العصبي أو نشاط المؤثر effector

وانعكاس الاستقطاب في الألياف بعد المشبك العصبي عمره قصير ، لأن الموصل الكيميائي سرعان ما يتحلل بالإنزيم المناسب ، والموصل الكيميائي خلال الجهاز العصبي هو أستيل كولين acetyl choline ولكن توجد مواد أخرى تدخل في ذلك وخاصة عند مكان الاتصال العضلي العصبي . ويتكسر الأستيل كولين بواسطة إنزيم أستيل كولين استراز acetyl choline esterase الذي يخلط في منطقة قبل المشبك العصبي في الليفة العصبية على مرحلتين الأولى تفاعل مرافق الأنزيم Coenzyma A مع حمض الخليك Acetic acid لتكوين أستيل مرافق الأنزيم (acetyl coenzyme A) والمرحلة الثانية هي إجراء عملية أستلة acetylation للكولين مع أستيل مرافق الأنزيم أ في وجود أنزيم كولين استيلاز (كوهون عام ١٩٦٣) .

وتبدو مراكز الاستقبال الحسي أقل حساسية منها في الحيوانات الأخرى . حيث تحتاج إلى تركيز أعلى من المادة الموصلة حتى تبدي فعالية في عملية التوصيل ، وهذه قد تعكس المحتوى العالي من الأحماض الأمينية في السائل بين الخلايا ، وتساهم الأحماض الأمينية في إنتاج التأثير المثبط والمنشط للمشبك في الشبك العصبي ويتأثر التوصيل بالتغيرات التي تحدث في منطقة بعد الشبك العصبي ، أكثر من تلك الناتجة عن الأحماض الأمينية الموجودة . حيث يرتبط بعمل التوصيل في المحاور العصبية ويستغرق النبض العصبي وقتاً طويلاً لكي يعبر المشبك العصبي ، ويختلف هذا التأخير من حوالي ١ إلى ٥ مللي ثانية ومثلاً في الضرر يستغرق عبور مشبك عصبي واحد في الجهاز من قمة القرن الشرقي إلى المنطقة الأمامية للألياف العملاقة نحو ٢٥٪ (١٥ مللي ثانية في ٨ مللي ثانية من زمن التوصيل) (جدول ٦) قد يكون التأخير أطول كما في الشبك العصبي بين الألياف العملاقة والألياف المحركة إلى الأرجل ، حيث يكون متوسط التأخير أو الاطالة في الشبك العصبي أكثر من مرتين من الزمن الكلي لأي حالة في الاستجابة المنعكسة .

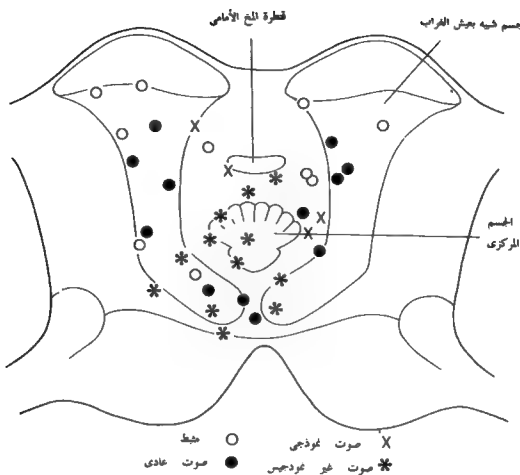
جدول (٩) : بعض الحالات والزمن المسغرق في الاستجابة في الصرصور .

الحالة	الزمن بالملي ثانية
١ - الزمن المحتمل لاجداث تنبيه لمستقبلات القرن الشرجي	٠.٥
٢ - زمن التوصيل في عصب القرن الشرجي	١.٥
٣ - التأخير في المشبك للاتصال الحسي العملاق	١.٥
٤ - زمن التوصيل في الليفة العملاقة	٢.٨
٥ - تقدير زمن التأخير في التوصيل المحرك	متوسط ٣.٨٢ حد أدنى ١.٣٥
٦ - زمن التوصيل في العصب المحرك السريع	١.٥
٧ - التوصيل العصبي العضلي	٤ -
٨ - زيادة غم الانقباض	٤ -

١٥ - ١ - ٤ التطريغ الذاتي

ظهور نبض ما في ليفه عصبية عادة ما ينتج من تنبيه خلية حسية . ولكن كثير من المحاور العصبية تطلق نبضات تفرغ ذاتيا discharge spontaneously في غياب أى تنبيه عصبى وهذا التطريغ قد يزيد أو ينقص بتنبيه حسي للداخل أو قد يظل بدون تأثير . وتستمر هذه الانفجارات المتقطعة intermittent bursts لمدة طويلة . وفى بعض الأحيان قد يختص التطريغ الذاتي spontaneous discharge نتيجة لاستمرار التوتر العضلي muscle tonus ولكن عموماً قد يكون تأثيرها يهدف فقط إلى حفظ الجهاز في حالة نشطة وبالتالي تستجيب بسرعة لأى مؤثر ومن ثم يسهل تنبيهها . وقد تكون المنبهات التى تحت الحد الحرج في ليفه غير نشطة وقد تنتج من استجابة في ليفه قد سبق حدوث تطريغ ذاتي بها discharge spontaneously (روبر ١٩٦٣) .

ويختلف معدل التطريغ الذاتي بالحرارة ، فعلى سبيل المثال يرتفع التنبيه الخارجى out put لقنلة عصبية معزولة للصرصور بارتفاع الحرارة للحد الأقصى ثم تنخفض لأسفل . وتعتمد درجة الحرارة التى توصل للحد الأقصى على درجة الحرارة التى سبق للحشرة التعرض لها . فالقنلة العصبية للحشرات التى تركت على ٢٢° م يكون لها حد أقصى على درجة ٢٢° م . بينما فى الحشرات التى حفظت على ٣١° م يرتفع الحد الأقصى إلى ٣١° م . ويعطى التغير المفاجيء في الحرارة تأثيراً مختلفاً في الألياف المختلفة .



شكل (١٥ - ٣) : رسم تخطيطي للمخ في *Acheta* (مستقيمة الأجنحة) . التنبه في النقاط المسجلة ينتج الأنماط المختلفة من الأصوات والسلوك المرتبط .

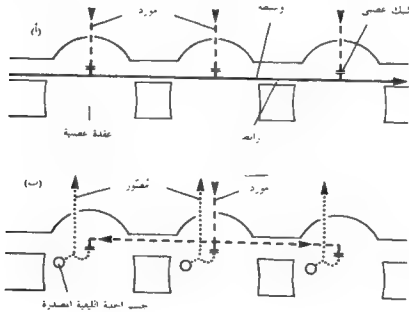
١٥ - ٢ التكامل في الجهاز العصبي Integration in the nervous system

لا يعمل الجهاز العصبي فقط كرابط بسيط بين المستقبلات والمؤثرات effectors بل إنه يكمل الانشطة للأجزاء المختلفة من الجسم ، وعلى ذلك يتم السلوك المناسب والتغيرات المنظمة الداخلية . وعلى الرغم من أن العقدة الخلفية تكون مستقلة autonomous في تنظيم مثل تلك الأنشطة كالنفس والتنفس فإن المحصلة يجرى تنظيمها وفقاً للتنبهات الداخلية التي تستقبل من الأجزاء الأخرى من الجسم ، وهذه الطريقة تكون أنشطة الجسم عموماً مترابطة (هيوبر ١٩٦٥ ، رويدر ١٩٦٣) . المخ هام في عملية التكامل ، والجسم شبيه عيش الغراب (بالذات) دور فعال في تنظيم السلوك المعقد لمجموعة من الحلقات مع بعضها ، حيث يعمل كمنظم وسيطر على التحكم في السلوك المؤقت والمستديم ففي صراصير الغنيط مثلاً يتكامل التأثير الداخلي من عدة مستقبلات مثل العيون والأعضاء

الطبلية والحبل العصبي البطني ، وكلها إشارات تدل على وجود حوامل المنى spermato phore من عدمه وتلك تحدد حدوث الصوت من عدمه . ويعتمد نوع الصوت الصادر على التنبه على مواقع خاصة في الجسم شبيه بعيش العراب corpora pedunculata ، تنبيه الكأس فيشط إحداث الصوت بينما ينشط التنبه للفص ألفا والفص بيتا صوت المناداة أو الغزل مع السلوك المناسب (شكل ١٥ - ٣) وفي كثير من الحالات يكون خروج التنبه من المخ مشبطا لنشاط العقدة الخلفية .

ويعتمد التكامل بين الوحدات اغركة المختلفة في الجسم لحد كبير في الحقيقة على أن بعض الخلايا العصبية الوسيطة تمر خلال العديد من الحلقات وتكون تشابكا عصبيا مع عدد من الخلايا العصبية . مثلاً بعض الوصلات البينية تضم عدداً من الأعصاب الحسية والمحرك يمكنها أن تعمل كرابط أو منظم relay في عدد من الأقواس الانعكاسية (حسية / محركة) (شكل ١٥ - ٤ أ) .

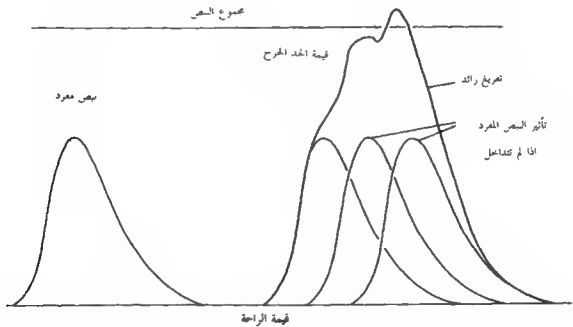
وعلى العكس قد ترفع ليفة واحدة حسية أو تخفض من عقدة إلى أخرى محدثة اتصالا شبكيا مع ليفة محركة مع كل من العقد العصبية التي تدخلها (شكل ١٥ - ٤ ب) . وتوجد اختلافات أخرى في هذا النموذج .



شكل (١٥ - ٤) :رسم تخطيطي يوضح بعض الأنماط من الاتصالات بين خلايا الخفظة .

وتؤثر طبيعة الحالة الفسيولوجية والتشريحية للمشبك العصبي synapse كذلك على التكامل . مثلاً قد يحدث أن الجهد بعد المشبك postsynaptic potential الناتج من وصول نبض واحد في مشبك عصبي قد يكون كبيراً بالقدر الكافي لتوليد أى نبضه ثم ما يلبث أن يختفى ببطء . فإذا ما جاء نبض ثانٍ للمشبك محدثاً انعكاس استقطاب أكثر لليفه بعد المشبك ، قبل أختفاء الجهد الأول بالتالى فالجهد الكلى ينتج من انعكاس استقطاب الأول والثانى الذى قد يزيد الحد الحرج وينته لاحتداث نبض (شكل ١٥ - ٥) . وقد يحدث هذا الجمع العادى (حيث المشبك) بنسبة ١:١ بين الألياف قبل pre وبعد post المشبك العصبي (شكل ١٥ - ٦ أ) .

وقد يحدث في بعض التشابك العصبي أن تتشابك بعض الألياف الموردة مع ليفة موصلة في نقطة ما (شكل ١٥ - ٦ ب) وهذه تعرف بالمشبك المتجمع Convergent synapse . وفي هذه الحالة فإن جهد بعد المشبك الذى ينتج من تنبيه لليفة قبل المشبك قد يكون تحت الحد الحرج subthreshold ، ولكن إذا وصلت عدة ليفات مع بعضها فإن الجهد الناتج من التأثير المشترك سوف يزيد عن الحد الحرج ، ويؤثر على الألياف بعد المشبك ، وبعد مشبك الألياف الحسية في القرن الشرجي للصرصور مع العصب العملاق من النوع المتجمع .

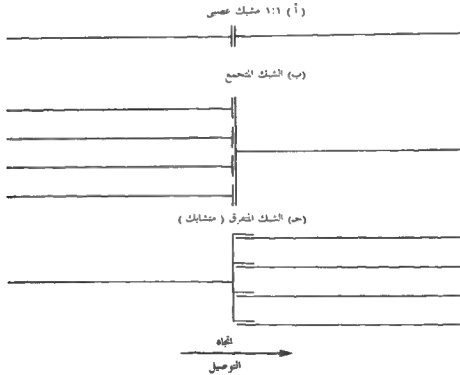


شكل (١٥ - ٥) : رسم تخطيطي يوضح التغيير في الجهد في الفضاء بعد المشبك . (أ) جهد بسيط ناتج من نبضة واحدة (ب) الزيادة في الجهد نتيجة نبضات تصل إلى نتائج سريع وتجمعت ولذلك تحدث زيادة عامة . تزيد على قيمة الحد الحرج وتؤدي إلى تكوين جهد العمل Action potential

قد يحدث التكامل كذلك في مشبك نتيجة لتلاقق الألياف المتجمعة convergence من أجزاء مختلفة من الجسم . هذه تتم في النهاية الأمامية لليفة العملاقة في الصرصور في العقدة الصدرية الأخيرة وتتأثر الليفة العملاقة / الليفة المحركة في المشبك كذلك بالألياف القادمة من عقد الرأس .

فإن الجهد (التأثير) الناتج ينه الألياف بعد المشبك وعلى ذلك فإنها تكون أكثر استعداداً للتأثر بالنبضات التي تصل إليها عبر الليفة العملاقة .

أما المشبك المتفرق divergent فقد يحدث (شكل ١٥ - ٦ ج) نبضا معينا في الليفة قبل المشبك ينتج عنه تأثير في عدد من الياف بعد المشبك . وتعتمد العلاقة بين التفرغ في الألياف قبل وبعد المشبك على صفات الخلايا الوسيطة . على الرغم من أنه في كثير من الحالات ينتج من نبض واحد في ليفة قبل المشبك نبضة واحدة ، والليفة بعد المشبك تكون مستقلة عن الجهد ، ولكن في البعض الآخر توجد بينهما علاقة بالرغم من أنها قد لا تكون مباشرة بالضرورة .



شكل (١٥ - ٦) : رسم تخطيطي للأنماط المختلفة للمشبك العصبي .

١٥ - ٢ - ١ التثبيط

لا يشمل التكامل فقط تنبيه الخلايا العصبية ولكنه يشمل التثبيط كذلك . ويحدث التثبيط بإحدى طريقتين :
 ١ - التنبيه الخارجي من الجهاز العصبي المركزي يحدث له تثبيط أو إلغاء abolished ٢ - أو أن نبضه العصبي

المار من الجهاز العصبي المركزي قد يحيط نشاط المؤثر effector بدلاً من تنبيه . وتعرف هاتان الظاهرتان بالثبيط المركزي والثبيط الخارجى (المحيطى) على التوالى . والثبيط المركزي معروف جيداً فى الحشرات ، فمثلاً الجهد التلقائى للعقدة البطنية الأخيرة فى فرس النوى تثبط عن طريق عقدة الرأس . فإذا ما أزيلت الرأس فإن جهد العقدة يزيد بدرجة ملحوظة ، وذكر فرس النوى يقوم بحركات الزواج بالبطن التى سبقت تثبيطها . وليس لعقدة الرأس وحدها تأثير مثبط ، فعلى سبيل المثال فإن رجل الصدر الأمامى الذى تعطى رد فعل فى الجراد تثبط عقد الصدر الأوسط والخلفى وكذلك عقدة تحت المرىء (روديل ١٩٦٦) ومن المحتمل أن يكون لهذا الثبيط المركزى الذى يظهر فى العقد العصبية أهمية فى تنظيم كثير من الأجهزة فى الجهاز العصبي للحشرة (رويس ١٩٦٣) .

وفى كثير من الحالات ، كما هو الحال عند تثبيط جهد العقدة البطنية لفرس النوى فإن التأثير المثبط يظهر تلقائى فى المخ أو أى عقدة أخرى . وفى حالة أخرى قد يؤدى تنبيه أعضاء الجسم إلى تثبيط مركزى . فى ذبابة *Formia* مثلاً يرتفع الحد الحرج للمذاق لمستقبلات الجسم الكيماوية فى الرسغ والشفة السفلى بسرعة بعد التغذية وهذا يرجع إلى الثبيط المركزى الناتج من الشحنة الواردة من المستقبلات الحسية فى جدار القناة الهضمية التى تنبه بتناول الطعام . فإذا ما قطع العصب المريئى الذى يغذى تلك المستقبلات ، فإن الثبيط يتوقف وتستمر الذبابة فى التغذية .

الثبيط المحيطى غير معروف جيداً فى الحشرات ، ففى النمل تغذى العضلة الباسطة القصية extensor tibialis للرجل الخلفية بثلاثة أعصاب إحداها العصب السريع fast والثانى البطيء slow بينما يكون الثالث و حشرة *Romalina* مثبطاً .

ويثبط النشاط فى هذا المحور الانقباض العضلى الناتج من التنبيه خلال المحور البطيء وأحياناً يكون الثبيط كاملاً . وهذه الألياف كذلك لها تأثير مثبط فى الجراد وغير محدود .

ويعتمد الثبيط فى بعض الحالات على الأقل على طبيعة الموصل المشبكى أو على الغشاء بعد المشبك الآخر حيث أن التنبيه عن طريق الموصل transmitter قد يصبح زائد الإستقطاب بدلاً من انعكاس الاستقطاب وعلى ذلك يوجد نقص فى وجوده ولا ينتج عنه أى نبض .

١٥ - ٣ التعلم Learning

للميكانيكية العصبية دور فى التعلم ، الذى قد يحدد على أنه تغير فى التأقلم فى سلوك الفرد نتيجة للخبرة ويمكن تقسيمها إلى عدد من الأنماط .

التعود Habituation : التعود هو مصطلح يستخدم للتعلم الاستجابى لنبه وذلك برفض قد يكون له فاعلية فى حياة الحيوان . مثلاً تتحرك حشرة *Nemeritis* (غشائية الأجنحة) بعيداً عن رائحة زيت السيلر ولكن إذا استمر تعودها باستمرار للرائحة ، فإنها تتعود على تحملها . والصرصر كذلك إذا ما ازعجت باستمرار فإنها تتعود على الازعاج بدلا الهروب منه .

التكييف Conditioning : أى حيوان يمكن تربيته على الاستجابة لنبه قد لا يكون له مفعول سابق . فإذا ما تكرر

تشبه من وجود منه مؤثر فتسمى هذه العملية بالتكييف ، مثلاً لا يستجيب النحل عادة لرائحة الكومارين Coumarin ، ولكن يمكن تمرين الحشرة على هذه الرائحة مع الطعام ، وذلك بالتعرض للرائحة أثناء تناول الطعام (سكر + ماء) وبعد حوالي ٧ تمرينات فإن الرائحة نفسها تكون كافية لكي تمّد النحلة مصمها ، ونفس الشيء بالنسبة للديدان القياسة *Plusia* (حرشفية الأجنحة) التي تحدد مكان الأزهار التي تتغذى عليها بالرائحة فقط ، ولكن وجد أنها تتعود بالتدريج على الغذاء كما تتعود على شكل الأزهار مع التغذية ، وبالتالي تستخدم الرؤية والشم في البحث عن الغذاء .

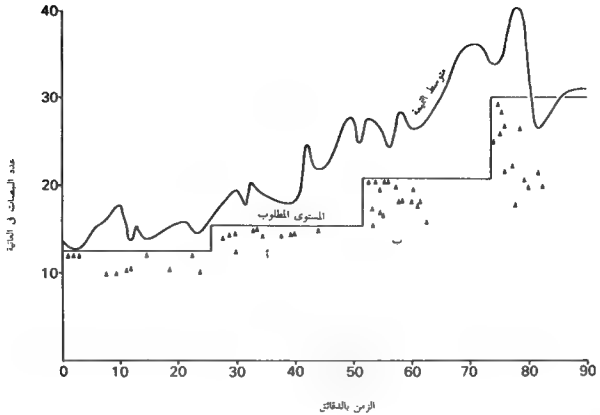
المحاولة والخطأ في التعلم Trial-and-error learning : يقال لأي حيوان أنه تعلم بالمحاولة والخطأ إذا ما ارتبط تنبيه خاص مع فعل حركي كنتيجة للتعزيز في بعض السلوك . مثلاً خنفساء *Leptinotarsa* (غمدية لأجنحة) لا يمكنها في البداية تمييز الوليف (الجنس الآخر) ، حيث أنها لا يمكنها تمييز الأفراد من الأجناس الأخرى عن أفراد نوعها أو تمييز الرأس من المؤخرة . ولكنها تميز فقط المحور الطويل للجسم ومن المحاولات العديدة للتزاوج فإنها تتعلم تمييز الرأس من المؤخرة وكذلك معرفة أفراد نوعها .

التعلم المتأخر Latent learning التعلم المتأخر هو عبارة عن ترابط للتنبيهات أو للمواقع التي لها فاعلية معينة ، بدون أي عائد واضح أو مباشر . في الحشرات يعتمد التعلم المتأخر دائماً على تمييز الحشرة للعلامات الأرضية لكي تصبح متاقلمة على المنطقة التي تعيش فيها ، فذبذب النحل *Philanthus* (غشائية الأجنحة) يتعلم موقع عشه بالعلامات الأرضية المحط به وتلك يتعلمها في طيران التوجيه ، الذي يستغرق نحو ٦ ثواني تستنفذها الحشرة عند تركها للعش . وبعد فترة حوالي ٩٠ دقيقة تميز الحشرة العلامات الأرضية وتجد طريقها للعش .

زمن الحس Time sense : كثير من الحشرات لها أوقات نشاط تعتمد على الخبرة السابقة التي تستمر لوقت تحت الظروف الثابتة . الصرصور مثلاً يكون نشيطاً في الظلام ويستمر كذلك في حالة نشاط لوقت معين حتى في استمرار الضوء . وهذا الرقم يعتمد على إفراز عصبي من خلايا العقدة العصبية تحت المريء (هاركر ١٩٦٤) .

١٥ - ٣ - ١ الأساس العصبي للتعلم

المعلومات المعروفة عن التغيرات العصبية والعمليات التي تدخل فيها قليلة والمعتقد أن المخ ، وخاصة الفص شبيه عيش الغراب مهمة في هذا الشأن . جسم عيش الغراب من الناحية المورفولوجية ، جسم كبير الحجم في الحشرات التي لها مجموعة من السلوكيات . ويصل لقمة غمها في الحشرات الاجتماعية من غشائية الأجنحة ففي شغالات النحل يحتل هذا الجسم نحو ١٣,٥% من حجم المخ ، بينما تصل إلى ٩,٢% من حجمه في الملكة ، ٥,٦% في الذكر . في النمل تكون يكون هذا الجسم أكبر في الأفراد المنحصة أكثر منها في الشغالات ويمكن تمرين النمل على تعلم بطريقة بالابصار من خلال شبكة T-maze ، ولكن عندما تقطع الموصلات مع جسم عيش الغراب فإنه يفقد هذه الصفة على الرغم من أن الحشرة تكون عندئذ مبصرة .



شكل (١٥ - ٧) : تسجيل عدد البضات في الثانية التي تعمل إلى عضلة مقربة في حرفة الجراد . والتردد يظل ثابتاً لفترة على المستوى المطلوب وذلك نتيجة للصدمة الكهربائية كما هو موضح بالخطات تحت الرسم . بعد مجموعة من الصدمات على أ ، ب فإن التردد للبضات يرتفع ويظل كذلك (هولي ١٩٦٤) .

والتكيف بتكرار التنبيه واضح على المستوى العصبي في الصرصور . فإذا ما نيه القرن الشرجي ، بعد كل $\frac{1}{4}$ دقيقة بتيار من الهواء فإن عدد النبضات التي تحدث في الحبل العصبي البطني استجابة لكل تنبيه تتلاشى . وقد استنتج بأن جزء من هذه الميكانيكية يتناقص ، والاستجابة للهواء تتم في المقعدة البطنية الأخيرة (هوج ١٩٦٥) .

من الأدلة الأخرى على أن العقدة البطنية تقوم بدورها في التعلم تجربة أزيلت فيها رأس الجراد ولكنه أمكنه بالتعلم أن يترك رجليه مفرودة لكي يتحاشى الصدمة الكهربائية . وينتج الارتفاع في الاستجابة من انقباض عدد من العضلات ، ولكن العضلة الرافعة في الحرقفة لها أهمية خاصة بدفع الرجل أو إحداث صدمة كهربية بعد حدوث انخفاض في التردد وتحدث هذه العضلة زيادة ثابتة (مستمرة) في تردد النبضات في العصب المحرك ، وعلى ذلك تنقبض العضلة فترتفع الرجل بالزيادة التدريجية ، وقد أعطى معدل تفريغ الشحنة discharge التي عندها تحدث الصدمة ٣٠٪ زيادة في تردد العصب المحرك التأثير (شكل ١٥ - ٧) .

وعموماً يعتقد أن انطلاق دفعة من النبضات في العصب الحسى يتبعه تغير تردد الخلية المحركة العصبية التى تبطىء خروج الجهد من الخلية المحركة في اتجاه التنوير الأصل وعن ذلك يتحاشى أى تنبيهات أخرى .

بالنسبة لحركة الرجل فإن ذلك يعنى أن انخفاض الشحنة المفرغة في العضلة الرافعة يؤدى إلى الإثقال من توتر العضلة وبالتالي تسقط الرجل لأسفل وكتيجة لذلك فإنها تلمس سطح السائل وتلقى صدمة . وزيادة الجهد نتيجة للصدمة يؤدى إلى زيادة في افراغ الشحنة في العصب المحرك وعلى ذلك يزيد توتر العضلة وترتفع الرجل . واستمرار تلك الشحنة يؤدى إلى استمرار رفع الرجل .

وواضح من تلك التجربة أن تردد النبض في العضلة الرافعة يحدث في العقدة الصدرية الثالثة ، وعليه فإنه يجب أن يأخذ في الإعتبار أن عملية التكيف يمكن حلونها بالاستجابة لأى مؤثر خارجى ، وهذه التفورات يمكن أن تنعكس إذا ما تغيرت العلاقة مع البيئة .

الفصل السادس عشر

العيون والإبصار

THE EYES AND VISION

١٦ - ١ استقبال الضوء Reception of light

تعتبر عصا الإبصار هي مستقبل الضوء في العين ومن المحتمل أن تعمل كدليل للموجات وتصطاد (تمتص) أغلب الضوء النافذ لها . ومعامل الانكسار لعصا الإبصار أعلى من الخلايا المجاورة وعلى ذلك فإذا لا ينفذ الضوء منها بزاوية غير قائمة (مثل الشعاع ب في شكل ١٦ - ١) وينعكس الضوء كلية على السطح الداخلي (مثل الشعاع أ في شكل ١٦ - ١) .

وفي الفقاريات ، لتحويل طاقة الضوء إلى تنبيه عصبي nerve impulse يدخل في ذلك الصبغات المستقبلة للضوء . وهي عبارة عن كروموبروتين chromoprotein يسمى بالرادوبسين rhadopsin الذي يتكون من الرتينين retinene (الدهيد فيتامين أ) مرتبط مع بروتين . وإنتاج الرادوبسين عملية مستمرة ولكن يزال في وجود الضوء باستمرار ، وإنطلاق الرتينين مع تغير في ترتيب الجزيئات يؤدي إلى التنبيه العصبي . وفي الظلام لا يحدث إزالة وعلى ذلك فإن الرادوبسين يتراكم . والبيانات المتاحة تعمل على الاعتقاد بأن تلك التي تجري في الحشرات تشابه من حيث المبدأ ما يحدث في الفقاريات . حيث أمكن فصل الرتينين من رأس حشرات غشائية الأجنحة Hymenoptera وثنائية الأجنحة Diptera ومستقيمة الأجنحة Orthoptera ومن غيرها من الرتب الأخرى . حيث يتحول عكسياً إلى فيتامين (أ) بفعل أنزيم مؤكسد dehydrogenase .

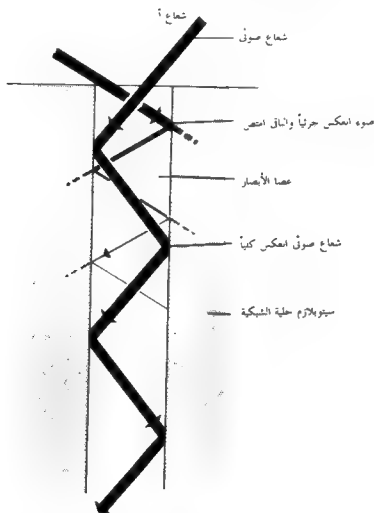
وقد وجد كذلك أن الرأس المتكيفة على الظلام لنحل الصل بها نسبة الرتينين : فيتامين أ ١:٤ بينما وجدت هذه النسبة في تلك المتكيفة على الضوء ٤:١ وهذا يؤدي إلى الافتراض أن الرتينين يتحول إلى فيتامين أ في الضوء (جولدميت ووارنر ١٩٦٤) . وربما يختلف مدى الامتصاص لصبغات الإبصار حسب البروتين الذي يتحد معه الرتينين . ومن المحتمل أنه في بعض الحشرات يوجد ثلاث صبغات بدرجات مختلفة من الحساسية .

١٦ - ١ - ١ الجهاز الحسي

ربما تتوقف فعالية الجهاز البصري على الفاعلية الميكانيكية للمستقبلات الحسية . وخاصة عدد الموصلات الحسية . ويمكن لعنصر واحد أن يحس بتنبيه عصبي واحد . ومع ذلك فالصورة المركبة الساقطة على المادة

أساسية قد يكون من المهم معرفة ما إذا كانت عصا الأبصار هي وحدة وظيفية واحدة أو إذا كانت العصبيات الحسية للقطع العصوية (rhabdomeres) تؤدي وظائفها مستقلة عن بعضها البعض .

ونظرية التحليل الضوئي للرؤية ونظريات تمثيل الألوان ومستوى الاستقطاب يعتمد أساساً على الوظيفة المستقلة لكل قطعة عصوية rhabdomere . ففي ثنائية الأجحة ونصفية الخناص تكون القطع العصوية منفصلة وتعمل كل منها مستقلة عن الأخرى . ولكن في النحل — التي فيها تكون القطع العصوية متصلة في أزواج — تبدو عبارة عن أربعة مستقبلات فقط . وفي حالات أخرى تكون واحدة فقط ، وإذا كان الحال كذلك فإن الأعضاء الحسية تكون العامل المحدد في الرؤية في تلك الأنواع .



شكل (١٦ - ١) : رسم تخطيطي يوضح تأثير صيد الأبصار للضوء .

شعاع الضوء الداخل على العين يحدث له انعكاس كامل بين الشعاع الساقط من اليسار ينعكس جزئياً ويخضع بواسطة خلايا الشبكية . (بنو Kulper)

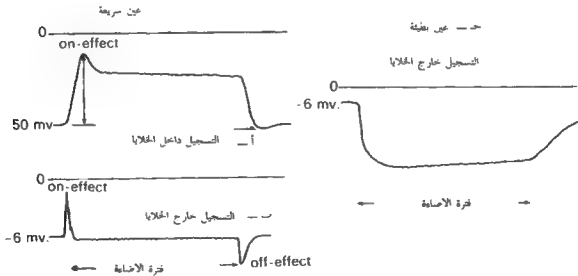
(١٩٦٢) .

ولكل خلية شبكية محورها العصبي الذي يمر خلال الغشاء القاعدي في قاعدة العين ، وتلك المحاور قد تتصلب أو تبقى في حزم وإذا ما ظلت تلك المحاور منفصلة أو متصلة مع بعضها فمن الصعب تحديد ذلك . ولكن في النحل يوجد عدد قليل من المحاور وحيدة القطب في الطبقة العقدية Lamina ganglionaris أكثر من وجود خلايا الشبكية في العين مما يدل على أن المحاور في عدد من خلايا الشبكية من الضروري أن تتشابك مع كل خلية عقدية . على الرغم من عدم توافر معلومات تفصيلية عن التوصيلات في الفص البصري ويبدو أن الألياف الخارجة من كل خلية شبكية تبقى منفصلة لمسافة قصيرة نسبياً .

الاتصال المتعامد (المتصلب) بين الوحدة العينية التي هي غالباً ما تحدث في الفص البصري يمكن حسابه في العيون ذات المستوى العالي من الحدة بظاهرة التثبيط الجانبي (هارتلاين وآخرون ١٩٥٦) .

١٦ - ١ - ٢ الاستجابة الكهربائية الناتجة من التنبيه

للخلايا الباقية من الشبكية جهد كهربي يعادل ٢٥ - ٧٠ مللي فولت (mv.) ، الداخلى منها يكون سبباً بالنسبة للخارجي . ويخضع الضوء الساقط على تلك الخلايا الجهد في شغالة نحل السسل ويحدث هذا الانخفاض في الجهد أثناء فترة الإضاءة وتزداد درجة إزالة الاستقطاب مع شدة الضوء . ومع شدة الضوء العالية فإن الخلية تزيد شدة الاستقطاب أولاً وبالتالي فإن الجهد الكهربي ينخفض أولاً إلى الصفر ثم يصبح من ٢٠ - ٣٠ ملليفولت أسفل الجهد المتبقى (شكل ١٦ - ٢) ويؤخذ الجهد المحتمل كمولد للجهد الذي يظهر في عصا الأبصار ثم ينتشر عبرها إلى خلايا الجسم أو ربما انتقل التنبيه لعصا الأبصار إلى خلية الجسم بطريقة ما ، وأول تغيير في الجهد يحدث بعد ذلك . (Ruck ١٩٦٤) وقد يظهر الجهد الشوكي Spike في محور خلية الشبكية .



شكل (١٦ - ٢) : الاستجابة الكهربائية للعين (أ) التسجيل البصري الحلوى في خلية الشبكية للذبابة *Calliphora vicina* (ب) التسجيل خارج الخلايا (ج) التسجيل الكهربائي من عين حشرة *Tachyines* .

وتقاس العين عموماً من خارج الخلايا extracellularly ويسمى هذا بالتسجيل الكهربائي للشبكية electroretinogram وهذا عبارة عن مجموع الإجهاد الذي يظهر في العين والفص البصري وهذه التسجيلات القرنية تكون سالبة بالنسبة لخلايا الشبكية . وعندما يوجه الضوء للعين فالقرنية سرعان ما تصبح ذات جهد سالب . وهذه توجد (انخفاض بطيء) خلال فترة الاضاءة (شكل ١٦ - ٢ ج) ويأتى هذا الجهد من خلايا الشبكية وربما تمثل مستقبل مولد الجهد . وربما يسيطر فوقها تأثير موجب خفيف on وهذا يعتبر تغيير مؤقت في الجهد عندما تتعرض العين للضوء أولاً وربما يظهر في أحسام الخلايا العصبية للطبقة العقدية ، وتأثير سالب off وهذا يكون تغيير عابر (سريع الزوال) عندما يتوقف الضوء . وارتفاع التأثير المتعرض الموجب يختلف وقوة التنبيه ومدى تأقلم العين . واقترح أوترم (١٩٥٨) أنه يمكن تقسيم العيون إلى عظمين حسب التسجيل الكهربائي للشبكية electroretinogram في مستقيمة وحرشمية الأحمة (خاصة الحشرات التي تطير ببطء) حيث تكون الاستجابة بطيئة للضوء (شكل ١٦ - ٢) وهذه الحشرات لها قدرة ضعيفة على الرفرفة . وتردد الرفرفة يصل إلى حوالي ٤٠ - ٥٠ في الثانية . والعين التي هذه الصفات تسمى عين بطيئة . من ناحية أخرى ففي ثنائية وغشائية الأنحثة (سريعة الطيران) يوجد تأثير إنارة موجب قوى . وأحياناً يسبق بتوتر سالب خفيف . ثم يعود إلى معدله في وقت الراحة معاداً بعض الأرجحة السالبة عندما يخفى الضوء (شكل ١٦ - ٢ ب) . وهذا النوع من العيون أقل حساسية من العيون البطيئة ولكن تردد الرفرفة حوالي ٣٠٠ في الثانية وتسمى العيون من هذا النوع بالعيون السريعة . ويقترح أن جهد الإنارة الموجب يظهر في الطبقة العقدية في الحشرات السريعة الطيران ويمنع انعكاس الاستقطاب لخلايا الشبكية ، وعلى ذلك يمكنها الاستجابة إلى تذبذب أسرع للصورة أكثر من الممكن في حالة ما إذا كان انعكاس الاستقطاب في العيون البطيئة . ويظهر كذلك في الفص البصري نشاط ذاتي منتظم يكون أسرع في العيون السريعة أكثر منها في العيون البطيئة ويرتبط مدى التنبيه مع عدد العيونات المعرضة للضوء وقوة الضوء وحالة التكيف للعين ، وكلما كانت الاضاءة مستمرة كلما كان المدى أقل ويتوقف عندما يتوقف التنبيه (دنير ١٩٦٣) . وقد أمكن تسجيل التغيرات التي تحدث في خلية عصبية في المخ والفص البصري حيث تستجيب بدرجات مختلفة بتغيير الاضاءة على العيون .

وعلى سبيل المثال تطلق بعض الوحدات حرارة باستمرار عند التردد المنخفض في الظلام . ولكن تثبط عند تعرض العيون للضوء ويكون لها تردد عالي يتوقف عندما يشعل الضوء أو يطفأ وتوجد أخرى ساكنة في الظلام وتتوقف عندما يكون الضوء موجوداً ، يتبعه انتقال في الاضاءة المستمرة .

Horridge et al (١٩٦٥) عشرين نمطاً مختلفاً من الوحدات وهذه فقط تمثل الوحدات الأكبر والأقل من العادى في الفص البصري والمخ . وهذا يمثل مرتبة ثانية من أجسام الخلايا العصبية ويوجد أغلبها في الكتلة النحاعية الخارجية . وبعض التأثيرات في وحدات بصرية معينة تكون نتيجة للتثبط بأخرى . وعلى سبيل المثال فتأثير الإنارة الذي ينتج في عين واحدة ربما يثبط كلية أو جزئياً بواسطة تأثير الإنارة أو الإظلام من العيون الجانبية . وعلاوة على ذلك فإن التخلص من بعض الوحدات البصرية عند التغيير من الضوء إلى الظلام أو العكس لا يرجع إلى فصل توصيل التنبيه ولكن يرجع إلى تثبط الوحدات الأخرى (Blest & Collett , 1965) . بعض الألياف تمر من الفص البصري مباشرة إلى الحبل العصبى البطني والبعض الآخر يذهب إلى المخ وقد يحدث تكامل بينها . جميع الوحدات التي أختيرت في المخ الأمامى للجراد استجابت للتغيرات في التنبيه البصري .

١٦ - ١ - ٣ حدة (شدة) الأَبصار

التحارب التي أحريت لدراسة السلوك في الحشرات أوضحت أن عين الحشرة لها القدرة على تمييز شيعتين بفاصل بينهما حوالي واحد درجه . أما إذا كانا أقرب لبعضهما من ذلك فيصعب تمييزهما عن بعضهما . وأقل درجة لتمييز بين الأشياء تسمى أقل زاوية رؤية . وأقل زاوية رؤية تعتبر مقياس لحدة الأبصار وهي عبارة عن مقدرة العين على فصل شيئين منقسمين ببعضهما وتحسب قدرة العدسة على تحليل الضوء (resolving power) بالمعادلة التالية

$$\theta = 1.22 \frac{\lambda}{d}$$

θ . أقل زاوية تفصل بين الأشياء لتمييزها
 λ = طول الموجة الضوئية
 d = قطر الفتحة

وعين الجراد أكثر حساسية للضوء الذي طول موجاته ٥٠٠ ملليميكرن وقطر العدسة حوالي ٣٢ ميكرون على أساس أن $A = ١.٠٩$ حتى باستعمال الأشعة فوق البنفسجية $\lambda = ٣٤٠$ ملليميكرن ، $\theta = ١.٧٤$ وهذه تجعل من الممكن افتراض أنه على الأرض الطبيعية ، لا يمكن للجهاز العدسي للعين تمييز الأشياء بزاوية أقل من واحد درجة .

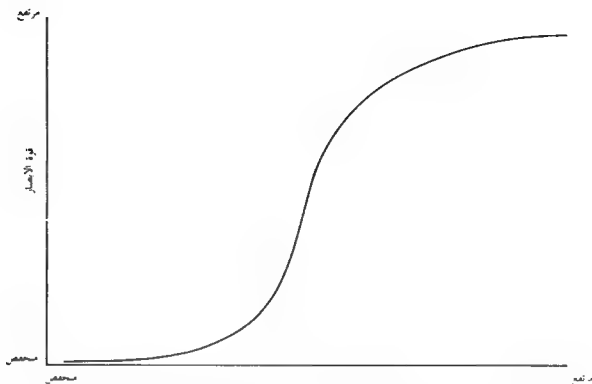
يحصص الأعصاب الخارجة من العين إلى العقدة البصرية أو إلى الحبل العصبي يتضح أن كل من الجراد وذبابه Calliphora لها القدرة على تمييز الأشياء بزاوية فصل بينهما ٣.٠ درجة فقط ، على الرغم من أن الحشرات لا تستجيب في سلوكها لثل هذا الفصل . ويمكن الافتراض أن هذه القابلية قد تكون نتيجة لتكوين الصور المنكسرة ، وهذه تتكون بواسطة مجموعة من الوحدات البصرية تعمل معاً . وعلى ذلك فيكون القطر الفعال (d) للعدسة أكبر . وهذه لها تأثير على تقليل عامل الـ A ، وأقل زاوية فصل (في الجراد) هي ٥.٠ درجة للصورة الثانية ، ٣.٥ درجة للصورة الثالثة (بيرت وكاتون ١٩٦٢) . والتبيط الجانبي قد يزيد التحليل الضوئي للعين الحشرة .

وحدة الابصار تكون أقل جودة في شدة الضوء المنخفضة (شكل ١٦ - ٣) وربما يرجع ذلك لخلايا الشبكية للوحدات البصرية التي تعمل معاً كوحدة ، وعلى ذلك فالحساسية تتحسن ، وهي تعتمد كذلك على مقدرة الحشرة على التمييز بين الضوء من كثافات مختلفة .

١٦ - ١ - ٤ الحساسية

تعتمد حساسية العين على صفات الابصار وعلى الاتصالات العصبية خلف العين ومدى تكيف العين على ظروف الضوء السائدة . ولإنتاج استجابة من العين لا بد أن يمتص قدر كاف من الضوء بواسطة الصبغات البصرية لكي تولد شرارة (شدة تيار) في الألياف العصبية خلف الشبكية .

بالنسبة للمضات لفترات قصيرة حتى ٠.٠٨ ثانية فإن التأثير الضوئي الكيمائى (Photochemical) للضوء يتناسب مع الطاقة الكلية (إلى كثافتها ومدتها) ولكن التعرض للمدة الطويلة من الضوء يجعل كثافة (شدة)

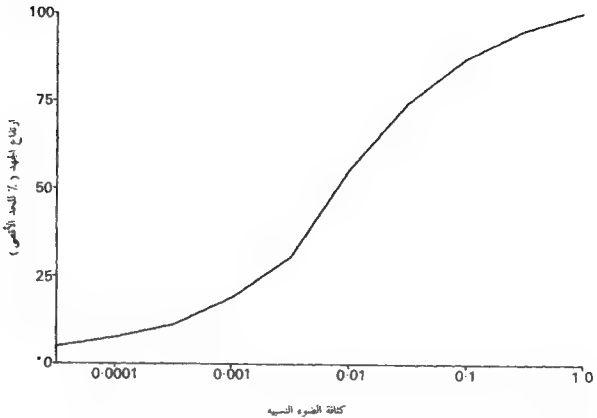


شكل (١٦ - ٣): العلاقة بين حدة الإبصار للعين في الصل وكثافة الضوء (عن ديفر ١٩٦٣)

الضوء هي المهمة . وعلى ذلك جهد الإنارة في خلية الشبكية مع الكثافة (شكل ١٦ - ٤) (من الواضح أن تلك الموجات الضوئية التي تمتص هي التي يكون لها التأثير وغالبية الحشرات تستجيب إلى مدى يمتد من الأشعة فوق البنفسجية (٣٠٠ - ٤٠٠ ميكرون) حتى الحد الأقصى وهو ٦٠٠ - ٦٥٠ ميكرون . ولكن بعض أبو دفيقات وذباب النار من جنس *Photinus* لها حد أعلى حوالى ٦٩٠ ميكرون ولكن حساسية تلك الأنواع عند نهاية الأشعة فوق البنفسجية لم تختبر بعد .

والحساسية ليست متائلة على طول هذا المدى من أطوال الموجات ، وإذا كانت شدة (كثافة) أطوال الموجات ثابتة فإن بعض الموجات عندئذ تظهر أكثر إبهارا للحشرة من غيرها ، وأغلب الحشرات لها زوج من المستويات العليا (peaks) من الحساسية واحدة قريبة من الأشعة فوق البنفسجية على حوالى ٣٥٠ ملليميكرون والثانية (أزرق - أخضر) على حوالى ٥٠٠ ملليميكرون ، على الرغم من أن هذه القيم تكون متسعة عندما تكون شدة الاضاءة مرتفعة . وتعكس الحساسية لأطوال الموجات المختلفة طريقة (سلوك) صبغات الابصار لامتصاص تلك الموجات .

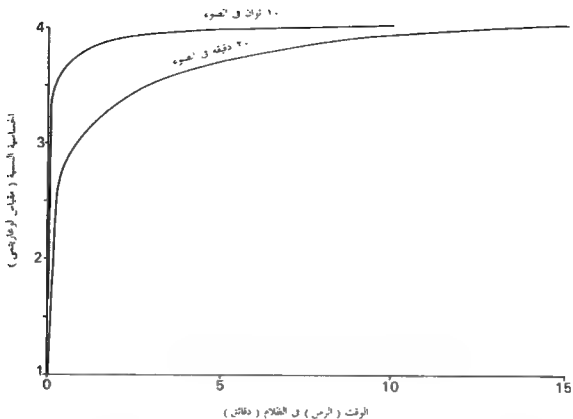
ومن ناحية أخرى فإن الخلايا الضوئية في ذبابة *Calliphora* لها قمة ثالثة من الحساسية على ٦١٦ ملليميكرون ، التي ربما تعزى الى صبغات الساتر (شاشة) وهذه لا تمتص الضوء ذو الموجات القصيرة وعلى ذلك؛ فالضوء الأحمر يحيل للحركة بانحراف (ميل) داخل العين .



شكل (١٦ - ٤) : العلاقة بين كثافة (حدة) الضوء الأبيض وارتفاع قوة الجهد بين الخلايا حالة الإثارة في شكل ١٦ - ٢

التأقلم (التكيف) Adaptation : تختلف حساسية العين وذلك حسب الظروف التي كانت فيها الحشرة أى إذا ما كانت الحشرة في الضوء أو في الظلام . ولكن بعد فترة من التعرض للضوء يمكن القول أن العين أصبحت متأقلمة على الضوء وبالتالي تكون أقل حساسية . وفي الظلام تصبح العين أكثر حساسية إذا ما أصبحت من النوع الذى تأقلم على الظلام حتى تصل إلى الحد الأقصى من الحساسية . وفي النحل تزيد الحساسية ١٠٠٠ مرة في العشرين دقيقة الأولى في الظلام ، وأغلب هذه الزيادة تحدث في الدقيقة الأولى (شكل ١٧ - ٥) ، ولكن كلما كان التعرض لفترة أطول من الضوء فإن الحشرة تأخذ مدة أطول لكي تتكيف على الظلام . والحشرة التي تكون متأقلمة على الظلام تكون أكثر حساسية للضوء الضعيف من الحشرات التي تكون متأقلمة على الضوء . وقد تتحكم في هذا التأقلم عدة عوامل منها توفر صبغات الابصار ، والتغيرات السيتولوجية في العين ، وتحرك صبغات الساتر (الشاشة) كما أن التأقلم قد يحدث كذلك مع الجهاز العصبي .

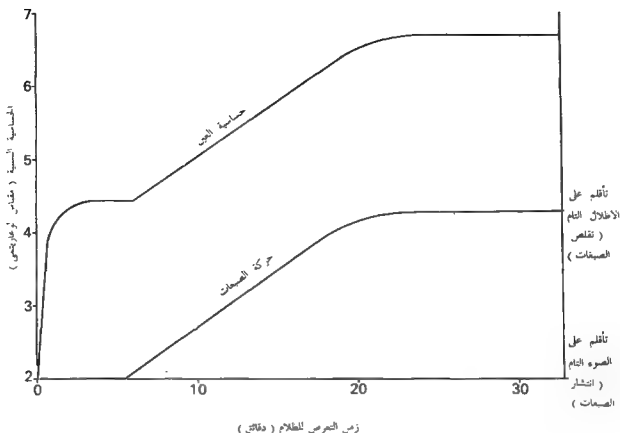
وتتكسر صبغات الابصار في ضوء النهار بنفس سرعة تكوينها وأسرع . وعلى ذلك فبعد فترة من وجود الحشرة في الضوء فإنها تحتاج إلى زيادة في قوة التنبيه للحصول على حد معين من الاستجابة : وتصبح الحشرة متأقلمة على الضوء ، والظلام . ومن جهة أخرى ، تزيد الحساسية كلما زادت كثافة صبغات الابصار وتصبح الحشرة متأقلمة على الظلام .



شكل (١٦ - ٥): تأقلم العين على الظلام عن فترات مختلفة من التأقلم على الضوء في الحل (بعد جولد سميت ١٩٦٤).

وبالإضافة إلى ذلك فإن التغيرات السيولوجية تحدث في عين الجراد عندما تتعرض للضوء حيث تؤثر على حساسيتها الأبصار لعين تأقلمت على الضوء تكون محاطة بسيتوبلازم غنى بالأجسام السجية (الميتوكوندريا) . وهذه لها معامل أنكسار مثل عصا الأبصار تماماً . وعلى ذلك يمر الضوء بحرية من هذه الأخيرة ويفقد .

وبعد التكيف على الظلام فإن عصا الأبصار تحاط بفجوة من الشبكة الاندوبلازمية مكونة طبقة من القضبان (Palisade) التي لها معامل انكسار أقل من عصا الأبصار ، ونتيجة لذلك فأي انعكاس داخلي للضوء يحدث من عصا الأبصار ، وبالتالي يرجع أغلب الضوء وتزيد حساسية العين (هوردج وبرنارد ١٩٦٥) . ويتحكم في تأقلم العيون المتراكبة حركة صبغات الساتر (الشاشة) بين العيونيات . وعلى ذلك فالتأقلم على الظلام يتم على مرحلتين . أولاً وضعها في الظلام تحدث زيادة سريعة في الحساسية راجعة إلى تجمع الصبغات البصرية ثم تبدأ مؤخراً زيادة بطيئة في الحساسية عندما تتحرك صبغات الساتر إلى الوضع الخاص بالتأقلم على الظلام (شكل ١٦ - ٦) .



شكل (١٦ - ١٧) : تأقلم العين على الظلام لحشرة *Cerupteryx* (حورشفة الأجنحة) توضح الزيادة في الحساسية نتيجة لتراكم صبغات الإهار وزيادة تالية نتيجة لمجرة صبغات الساتر في وضع التأقلم على الظلام (جولدميث ١٩٦٤).

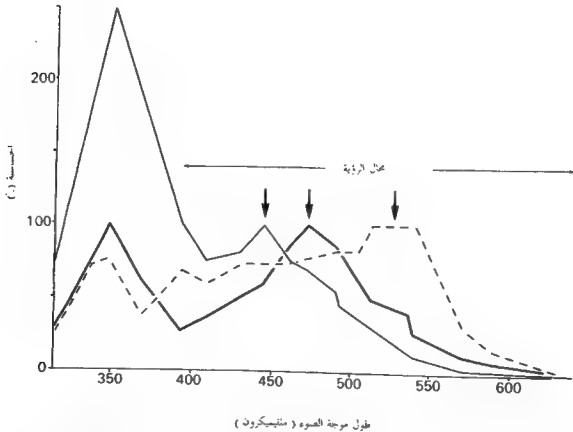
وفي أغلب الفراشات الليلية (*geometrids noctuids*) توجد حركة منتظمة لصبغات العين . مثلاً عين فراشة دودة التفاح *Codling moth* تبدأ في التأقلم على الضوء بعد نصف ساعة قبل شروق الشمس وتأقلم على الظلام قبل غروب الشمس مباشرة وتحتاج العملية إلى نحو ساعة لتكتمل . ويستمر هذا النظام إذا بقيت الحشرة في إظلام تام وربما يكون جزء من نظام النشاط ولم تعرف بعد العوامل التي تتحكم في حركة الصبغات . ولا يبدو أن يكون السبب هرموني ولكن ربما تدخل في ذلك ميكانيكية عصبية (دمي ١٩٤١) .

يوجد كذلك نظام للحساسية في عين البقرة المائية *Dytiscus* ولكن كذلك لا يرجع كلية لحركة الصبغات والعين المتأقلمة على الليل حساسة ألف مرة من العين المتأقلمة على النهار على الرغم من أن توزيع الصبغات متشابه ونفس الشيء بالنسبة للعين المتأقلمة على النهار فهي أكثر حساسية من المتأقلمة على الليل .

١٦ - ١ - ٥ تمييز طول الموجة الضوئية

إن امتلاك حساسيات مختلفة للأطوال المختلفة من الموجات لا يدل على المقدرة على التمييز بين أطوال الموجات . ولكن إذا امتلكت حشرة اثنين أو أكثر من الصبغات البصرية بحساسيات مختلفة ، وبالتالي يمكنها تمييز طول الموجة وهذا هو رؤية الألوان (بر كاردت ١٩٦٤) . ولذبابة *Calliphora* ثلاث صبغات تعتبر جزء من القمة في وجود لأشعة فوق البنفسجية (ويكون لها قمم حساسة عند ٤٧٠ ، ٤٩٠ ، ٥٢١ ملليميكرون على التوالي) (شكل ١٦ - ٧) . وعلى ذلك يعتبر هذا هو الأساس لرؤية الألوان . وأوضحت دراسة السلوك أن رؤية الألوان تحدث في بعض غشائية وثنائية وغمدية وجرشفية وشبكية ومختلفة ومتشابهة ومستقيمة الأجنحة .

ويمكن للنحل التمييز بين ستة أنماط من الألوان : الأصفر ، أزرق - أخضر ، بنفسجي ، فوق البنفسجي وفرمزي ولا يكون التمييز بدرجة جيدة في هذا المجال ولكن يكون أحسن في المدى أزرق - أخضر ، بنفسجي وقرمزي . ولكن هذا الموضوع لم يستوف دراسة على الحشرات الأخرى ولكن عموماً فإنه يميل إلى تميز الأزرق والأصفر كألوان بينما لا يكون كذلك بالنسبة للأحمر .

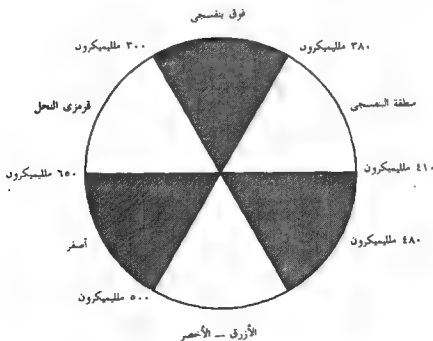


شكل (١٦ - ٧) : مجال الحساسية لثلاث خلايا من العين في ذبابة *Calliphora* من اللطدان الاختلافات تمكس وجود ثلاثة أنواع من الصبغات الحساسة للضوء . الأسهم تحدد مكان قمم الحساسية في الجزء المرئي للألوان . ووضعت الحساسية في صورة نسبة مئوية للحد الأقصى من مجال الرؤية (عن بوكاردت ١٩٦٤)

الألوان التي يميزها النحل يمكن وضعها في أزواج من الألوان المكملة لتعطي الأبيض أو الضوء عديم اللون بالنسبة للنحل (شكل ١٦ - ٨) ويبدو أن نظرية ثلاثي الألوان Trichromatic theory قائمة بالنسبة للنحل وظهور الاحساس بأى لون يظهر كذلك بأى مخلوط مناسب من الألوان الأساسية وهي في تلك الحالة فوق البنفسجي والأزرق والأصفر .

وبعض الأجزاء في العين فقط يمكنها تمييز الألوان وعلى ذلك في ذبابة *Calliphora* يكون للوحدات البصرية في المنطقة البطنية القدرة على تمييز الألوان بينما التي في المنطقة الظهرية لا يمكنها ذلك . والعكس صحيح في حشرة *Notonecta* . وقد وجد أساس للتمييز اللوني في ذبابة *Calliphora* حيث وجد أن صبغات الأبصار تتحدد مع خلايا أخرى بنسبة واحد (من الحد الأقصى من الحساسية للون الأزرق) : خمسة (من الحد الأقصى للحساسية للون الأخضر) : واحدا (بالنسبة للحد الأقصى للحساسية للأصفر المخضر) . وهذا يجعل من المحتمل أن كل وحدة بصرية ربما يكون لها خلية شبكية واحدة حساسة للأزرق ، خمسة حساسة للأخضر ، واحدة حساسة للأصفر المخضر ، وبالتالي يختلف الناتج من كل خلية حسب طول الموجة الضوئية التي تنبها .

والجهاز العصبي المركزي يمكنه التمييز بين أنماط التنبيه المحيطي الواصل له من العين . وهذا النظام يفترض أن كل خلية شبكية تعمل مستقلة عن الأخرى .



شكل (١٦ - ٨) : دائرة الألوان توضح الألوان التي يميزها النحل المناطق الخططة هي الألوان الأساسية (من بير كاردت ١٩٦٤) .

تمييز مستوى الاهتزاز (التذبذب)

تتذبذب موجات الضوء في مستواها على الزاوية الصحيحة إلى الاتجاه الذي ترغب الحشرة في الطيران نحوه ويكون هذا المستوى من التذبذب موزعاً على ٣٦٠ درجة بالتساوي حول اتجاه الطيران أو على ارتفاع مستوى التذبذبات الذي قد يحدث في مستوى معين مثل الضوء المستقطب . وإذا كانت الذبذبات على مستوى واحد فإن الضوء على مستوى واحد يكون مستقطباً .

وبعض الحشرات (كثير من غشائية الأجنحة والدروسوفيللا وذبابة اللحم) معروفة باستجاباتها لمستوى الاستقطاب في الضوء وتطور استجاباتها لها حسب تغير اتجاه الحركة . فإذا كان مستوى الاستقطاب ترددي (محوري) (فون فش وآخرون ١٩٦٠) فإن الاستجابة تضبط بالعين المركبة ويدخل في ذلك العينات الظهرية فقط في حالة النحل . ولكن في ذبابة اللحم تلعب العين البسيطة الظهرية (ocelli) دوراً مساعداً وفي بركة *Neodiprion* (غشائية الأجنحة) تتركز القوة في العين البسيطة الجانبية (ولحتون ١٩٥٣) . وتختلف مقدرة النحل على تمييز مستوى الاستقطاب حسب طول المرجح . ويصل حده الأقصى بين ٣٠٠ ، ٤٠٠ ملليميكرون بينما لا توجد أي استجابة على موجة أعلى من ٥٠٠ ملليميكرون .

يبدو أن العين تعمل كمحلل للاستقطاب ، ولكن لا يوجد أي دليل على أن انتقال الضوء المستقطب على أي مستوى ينتقل في جهاز الابصار (العدسات) . وهذا يدل على أن خلايا الشبيكة قادرة على أن تشعر بمستوى الاستقطاب .

وبعض الدراسات على الجهد بين الخلوي أعطت مؤشراً على أن الضوء المستقطب يعتبر منه فعال عن الضوء غير المستقطب وأن خلايا الشبيكة حصلت على أقصى حساسية على مستويات مختلفة ، والميكانيكية المقترحة التي أعطت هذا التمييز تعتمد على التوجهات المختلفة للقنوات الشعرية للعصيات البصرية في خلايا الشبيكة الملاصقة . وتميل الجزئيات المعصوية لامتنصاص الضوء المستقطب في مستوى متوازي مع المحور الطولي . ومن المعتقد أن جزئيات الصبغات البصرية يمكن أن توجه لحد ما مع محاورها على امتداد القنوات الشعرية للعصيات البصرية ، وعلى ذلك يمكنها امتصاص الضوء بمحده الأقصى على مستوى مواز للقنوات الشعرية وهذه الميكانيكية مازالت في وضع الافتراض وتوجد لها بعض الأدلة المعارضة (دثير ١٩٦٣ ، جولد سميث ١٩٦٤) .

١٦ - ٢ الاستجابة للإبصار Visual responses

١٦ - ٢ - ١ حركة التوجيه

يقصد بـ Taxes حركة التوجيه لمصدر التنبيه الذي يكون إما ضوء أو أي منه آخر (جانلر ١٩٦٣ ، كارن ١٩٥٨ ، فرانكل وجن ١٩٤٠) ويكون التوجيه دائماً مصحوباً بالحركة وعلى ذلك ربما يتحرك نحو المصدر أو بعيداً عنه .

وكثير من الحشرات مثل الجراد توجه نحو مصدر من الضوء (موجبة الاستجابة للضوء *Postive phototaxis* وعلى ذلك إذا مشت تحركت نحو الضوء ، والحشرات الأخرى مثل يرقات الذبابة الزرقاء تتجه وتتحرك بعيداً عن مصدر الضوء وتسمى (سالبة الاستجابة للضوء *negative phototaxis*) . وهذا التوجيه الاساسي يعتمد على

الميل للحصول على تنبيه مماثل للعينين ، على الرغم من أن بعض الحشرات تظل قادرة على التوجه بعين واحدة . وقد تكون حركة التوجه العادية مصحوبة ببعض التعديلات بعوامل أخرى ، فمثلاً يكون النحل سالب الاستجابة للضوء على درجة حرارة أقل من ١٦° م بينما في درجات الحرارة الأعلى تظهر استجابة موجبة للضوء . وتجعل شدة الضوء العالية الاستجابة كذلك سالبة . وغالباً ما تكون هذه التغيرات مرتبطة مع بيولوجية الحشرة وربما قد تعتمد على الظروف الفسيولوجية وتستجيب حشرة *Ips* (غمدية الأجنحة) للضوء استجابة موجبة عند بدء الطيران وسالبة عندما تبدأ التغذية .

وفي الظروف الطبيعية يحدث تداخل بين العوامل المختلفة وقد يكون نتيجته أن لا تحدث تلك الاستجابة البسيطة للضوء . ولكن ربما يحدث التوجه للأشياء الداكنة الموجودة في وسط مضىء ، هذه ربما تميز على أنها توجه للأشياء الصلبة *skototaxes* التي تحدث أحياناً . وتم هذه بالحرك نحو الأشياء الصلبة مثل نبات الغداء .

وحركة التوجه ذات الأهمية هي التفاعل مع الضوء الظهري ، والميل لتوجيه الرأس ، ولذلك تعرض العيونات الظهري بالتساوى للضوء . ويلعب هذا التفاعل دوراً مهماً في استمرار الثبات في عملية الحركة أثناء الطيران . لا تستجيب حشرة *Notonecta* (التي عادة ما تظهر على ظهرها) للضوء من سطحها البطني .

وتتحرك بعض الحشرات عند توجيهها بزواية ثابتة لمصدر الضوء وعلى ذلك فإن أعضاء الحس للجناحين لا تتأثر بنفس الدرجة . إذا حرك مصدر الضوء فإن الحشرة تغير مسارها وبالتالي تكون زواية الحركة ثابتة بالنسبة لمصدر الضوء ، وتسمى هذه بالتحرك القمري (*menotaxis*) وهذه الحالة توجد في النحل ويرقات *Aglais urticae* (حرشفية الأجنحة) .

ويكون التحرك القمري هو الأساس للتحرك النجمي *astrotaxis* التي يكون التوجيه فيها لمصدر الضوء (عادة في هذه الحالة هو الشمس) الذي يتغير مع حركة الشمس . نتيجة لذلك فإن الحشرة تحتفظ بالاتجاه الثابت نحو الشمس . والتوجه في هذا النمط يكون نتيجة للتعليم . فالنحل مثلاً يحتاج أن يقوم بعدة رحلات لجمع حبوب اللقاح والرحيق قبل أن يتعلم توجيه نفسه بدقة .

التوجيه النجمي *asterotaxis* مهم بالنسبة للحشرات الاجتماعية من رتبة غشائية الأجنحة لكي تجد طريقها في العودة للعش وفي الحشرات (مثلاً خنفساء *Melolontha* غمدية الأجنحة) التي ليس لها عش . ربما تحتاج لعملية توجيه نجمي *Astrotaxis* لجعل أفراد تلك الحشرات في حالة ثابتة في حركتها .

١٦ - ٢ - ٢ الحركة النسيجية

عملية التفاعل الحركي الموجه ولكن فيها سرعة الحركة ومعدل الدوران ترتبط بقوة المنبه وتسمى هذه الحركة النسيجية . فالخرد مثلاً يكون أكثر نشاطاً في الضوء عنه في الظلام والعصرور يكون أكثر نشاطاً في الظلام (شكل ٤٨٦) . وفي الظروف الطبيعية دائماً ما يكون التغير في شدة الضوء مصحوباً بتغير في الحرارة . والحرارة غالباً ما يكون لها دور مهم ، ولكن حركة التوجيه الضوئي قد تحدث . على سبيل المثال حيث يبدأ الجراد في الحركة على الحشائش مباشرة بعد حصوله على الضوء ، ولكن قبل شروق الشمس . وبالتالي فليس هناك زيادة في درجة الحرارة وهذه الحركة هي غالباً توجيه ضوئي *photokinas* التي يبدأ بها ، على الرغم من أن تأثير الحرارة يلغىها حالاً (شامبان ١٩٥٩ ب) .

١٦ - ٢ - ٣ التفاعل الحركي البصرى

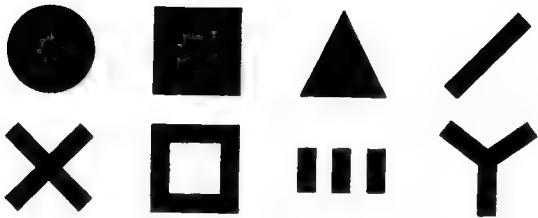
هذا النوع من الاستجابة هو عبارة عن استجابة سلوكية إلى غلط من التنبيه يتحرك على العين . وفى العمل التجريبى عادة هو عبارة عن أشرطة عمودية (رأسية) والاستجابة فى حركة دوران تميل إلى جعل الصورة فى العين ثابتة قدر الامكان وفى الحقل تأتى الاستجابة بالحركة الظاهرة للأشكال الطبيعية كلما تحركت الحشرة . وحركة الصور عبر العين من الخلف للأمام يعطى مؤشراً للحشرة أنها تتحرك للخلف ولكن عندما تكون حركة الصورة من الأمام للخلف تدل على أن الحركة للأمام والحشرات الطائرة تفضل أن تمر الصور على العين من الأمام للخلف على السرعة المعتدلة (المتوسطة) . عادة إذا كانت الحشرة طائرة فى هدوء (أسفل الريح) down wind فإن هذه الحركة تزيد وبالتالي تدور وتطير فى اتجاه الريح . ويظل الاتجاه فى عكس اتجاه الريح مستمراً مادامت الحشرة قادرة على أن تطير فى عكس الريح . وإذا كانت الريح قوية والحشرة محمولة للخلف كما ذكر بالحركة للأمام للصور فى العين فإنها تتوقف عن الطيران (كينيدى ١٩٥١) . حيث أن التوجيه فى الاعتبار يحدث تفاعل بصرى حركى *Optomotor* على الرغم من أنه قد يكون هناك منه آخر غير التنبيه البصرى . بعض الحشرات المائية (stream-dwelling) تأخذ مكانها فى التيار بالاستجابة للحركة البصرية (*optomotor*) . تنجس انخفاض *Notonecta* مثلاً فى عكس اتجاه التيار وتعم بقوة إذا ما مال التيار بحرفها . وعلى ذلك فهى تميل لجعل حقل الرؤية ثابتاً وبالتالي تثبت موقعها .

١٦ - ٢ - ٤ تمييز الشكل

للحشرات القدرة على الفصل بين الأشكال إذا ما كانت درجة الفصل بينها . درجة أو درجتين ، ويتبع ذلك أن الأشكال الأكبر تكون مرئية لأغلب الحشرات ويتأثر الجراد بالأشرطة السوداء على أرضية بيضاء حيث تنجذب لحافة الأشرطة التى يلتقى فيها الأسود مع الأبيض والأشرطة الرأسية كانت مفضلة عن الحواف المستديرة أو المتوجة ، والأشكال الطويلة عن القصيرة . إذا لم توجد الأشرطة الرأسية فيكون الشكل المعقد أفضل (والس ١٩٥٨) . ومثل هذا السلوك قد يكون للجراد فى بحثه عن الطعام . والرغبة فى البحث عن الأشرطة الرأسية تكون مفضلة عند الحشرات آكلة العشب .

ويستجيب النحل للأشكال ويمكن تدريبه على الذهاب لأى علامة ولا يمكن تمييز الأشكال الصلبة المختلفة الصور من بعضها وكذلك الأشكال الغير مستوية . ولكن النحل يمكنه التمييز بين الأشكال الصلبة والغير منتظمة (شكل ١٦ - ٩) .

يوضح الشكل التمييز بين الأشكال الغير منتظمة التى لم يألفها بالقرنين ، وعدد الزيارات التى قام بها النحل لسلوك معين يتناسب مع طول محيطه مقترضاً أن الاختيار يعتمد على معدل التغير فى تنبيه الشبكية كلما تحرك النحل بناء على تأثير التاراجح الذى يعطيه الشكل للعين . كما ينجذب النحل للزهور إذا ما كانت الزهرة تتحرك ببطء .



شكل (١٦ - ٩) . نماذج مختلفة استخدمت في التجارب على تغير الأشكال في الصف العلوي لم يميزها النحل في بعضها ولكن أمكن تمييزها عن الأخرى التي في الصف الثاني (ويجلبسورت ١٩٦٥) .

وعلى الأقل يجب أن يكون لبعض الحشرات ، (خاصة الحشرات المفترسة) قدرة أحسن على الرؤية فتدور من حس *Sceliphron* المفترس للعنكبوت يجب أن يميز العنكبوت من مسافة كافية بالرغم من أن الشم هو كذلك مهم للمسافات القريبة . ودبور *Philanthus* (عشائية الأجنحة) يميز العلامات الأرضية مثل مغاريط الصبور المجاورة لعشه . وإزالة مثل هذه العلامات يجعل من الصعب عليها أن تجد العش ، فتمييز تلك العلامات الأرضية يجب أن يكون الابصار على درجة عالية من التقدم .

١٦ - ٢ - • تمييز الحركة

يلو أن عين الحشرة متأقلمة بدرجة أكبر على تمييز الحركة أكثر من تمييزها للشكل (بورت وكاثون ١٩٦٢) ونظام الوحدات الصغيرة سواء كانت العيونات أو العصيات البصرية التي جعلتها العين المركبة تميز التغير في التنبيه الناتج من التحركات البسيطة للشكل أو العين . مثلاً النحل يستجيب للأزهار المتحركة أكثر من الثابتة . ويرقات الرعاش تستجيب أو تتأثر بالفريسة المتحركة ، أما إذا كان يرفرف بسرعة فربما تصعب ملاحظة حركته لأن وحدات الحس تحتاج لبعض الوقت الذي يفصل بين التنبيه الأول والتالي له . وتنبيه العين بتنبيه مستمر يسمى بتأثير الرفرقة . وأعلى رقم من التنبيهات المنفصلة التي يمكن للعين تمييزها في وحدة الزمن يسمى الحد الحرج للرفرقة *Flicker threshold* . ويختلف الحد الحرج للرفرقة حسب نوع العين . ففي العيون البطيئة يقع هذا الحد بين ٢٠ / ثانية في حشرة *Tachycines* (مستقيمة الأجنحة) و ٦٠ / ثانية في يرقات *Aeschna* . بينما في الأعين السريعة في النحل وذباب *Calliphora* يصل إلى ٣٠٠ / ثانية ، وتختلف القيمة مع شدة الاضاءة . ويتناسب الحد الحرج للرفرقة العال مع الحشرات السريعة الطيران حيث يسهل عملية تمييز أشكال التضاريس الأرضية التي تمر بسرعة أسفل الحشرة .

١٦ - ٢ - ٦ إستشعار المسافة

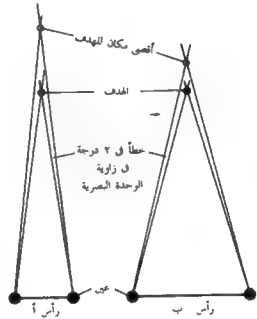
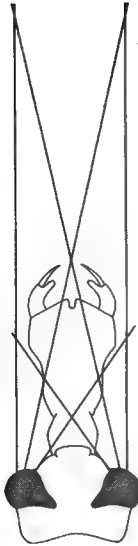
يمكن لأغلب الحشرات أن تحكم على المسافات بدقة وهذه الصفة ضرورية خاصة للحشرات المفترسة وكذلك النطاطات القافزة . ولابد أنها تكون مهمة كذلك يغلب الحشرات لكي تتحاشى أى عائق في الهواء . وكذلك عند المهبوط . وتعتمد مقدرته الحشرة على إستشعار المسافة على الرؤية المزدوجة للعينين وأساساً على التنبيه المستمر للعينات في كلا العينين (شكل ١٦ - ١٠ وارجع إلى مثل استيث ١٩٦٢) وتفقد قوة الابصار إذا ما تلفت إحدى العينين . والأخطاء الممكن ظهورها في تقدير المسافة ترجع إلى زاوية الوحدة البصرية . ولذا كان هذا مهماً في دقة التقدير . (شكل ويوضح الخطأ في التقدير الذى يظهر إذا كانت الوحدة البصرية بزاوية ٢ درجة ، والزاوية الأكبر تعطي خطأ أكبر) . ربما قد يكون مرتبطاً بهذه الحقيقة أن يرقة الرعاش تملك عينات أصغر في وسط العين ، وهذه العينات هي المستعملة في تقدير المسافة بينها وبين الفريسة ، وقد يكون الخطأ أكبر إذا كانت المسافة بين الحشرة والفريسة أطول بالنسبة للمسافة بين العيون (شكل ١٦ - ١١) . وفي أغلب الحشرات آكلة اللحوم اللحوم التي تصطاد بالرؤية مثل فرس النى والرعاش *Zygotera* فإن العيون تكون واسعة وربما يكون الميل لتقليل الخطأ الذى يحدث .

الحشرات التي تقفز مثل النطاطات تحتاج لتقدير المسافة بالدقة المطلوبة للحركة عندما تبحث عن المسافة المطلوبة . وتكون التحركات بجانب تمايل الجسم بالأرجل والرأس متعامدة ولكن تتحرك خلال قوس يمتد ١٠ درجات أو أكثر على كلا الجانبين من محور الجسم . ومن المقترح أن المسافة في هذه الحالة تقدر مدى الحركة على الشبكية ، والحركة الكبيرة تدل على أن الشكل قريب من الحشرة بينما الحركة الصغيرة تعنى أنه على مسافة أبعد (دلاس ١٩٥٩) .

١٦ - ٢ - ٧ رؤية الألوان

اللون هام في حياة الحشرات التي تحتاج لتمييز الألوان مثل أغلب الحشرات التي تزور الأزهار مثل النحل وحشرة *Eristalis* (ثنائية الأجنحة) . وتلك الحشرات تفضل اللون الأزرق أو الأصفر أو الأحمر وهذا ربما يرجع لسبب أنه في زهرة الخشخاش تنعكس كمية كبيرة من الضوء فوق البنفسجي منه . ومن الواضح أن غالبية الأزهار في المناطق المعتدلة التي تحتاج إلى تلقيح بواسطة الحشرات تكون ألوانها أزرق أو أصفر مع البعض القليل من الأحمر . بينما في المناطق الحارة (الاستوائية) التي تكون فيها الطيور هي الملقحات عادة . فإن الأزهار الحمراء هي الشائعة . وفي نيوزيلندا التي فيها المجموعة الحشرية متفرقة تكون فقيرة في الزهور الملونة . ويكون اللون كذلك من الأهمية بمكان في عملية التغذية للحشرات التي تغذى على الأوراق ، فحشرة *Chrysomela* (غمدية الأجنحة) ويرقات أخرى تنجذب للون الأخضر . واستجابة أو تفاعل الحشرات مع الألوان قد يختلف حسب حالتها الفسيولوجية . مثلاً انثى أبو دققت الكرب *Pieris* أظهرت تفضيلاً في التغذية للون الأزرق ، والقرمزي والأصفر في الأزهار . ولكن عندما تنضج فإن الألوان المفضلة لديها تصبح الأخضر والأخضر المزرق وهذا راجع لميل تلك الحشرات لوضع البيض على الأوراق في هذا العمر .

شكل (١٠ - ١١) : رسم تخطيطي لرأس يرقة *Aeschna* مع القناع الشفوي الممتد ، الخطوط للرسم توضح محاور الأبصار في الممرات المتضاربة . موقع الشكل في مجال الرؤية يقدر من مطابقته مع نقطة تقاطع خطوط محاور معينة (ويجلسووث ١٩٦٥) .



شكل (١١ - ١٢) : رسم تخطيطي لتوضيح كيف أن الرأس الواسعة مع انفصال كبير للعين يصبح تقدير المسافة . إذا ما كانت الزاوية المقترحة للعين ٢ درجة ، والهدف الذي يبه الوحدة البصرية لابد وأن يقع في مكان بين الدائرة المنقوشة والنقطة السوداء ، وعلى ذلك قد يوجد خطأ واضح في تقدير المسافة في (ب) الرأس عريضة مرتين عن الأخرى والخطأ المتوقع قد نقص الحد كبير .

وتلعب رؤية الألوان في الحشرات دوراً في سلوك التزاوج وكذلك في اختيار أرضية الألوان لكي تخفي الحشرات الملونه نفسها من أعدائها .

١٦ - ٢ - ٨ التفاعل مع الضوء المستقطب

الضوء القادم من السماء الزرقاء يكون مستقطباً ، وتختلف درجة الاستقطاب ومستوى أقصى استقطاب للضوء من المناطق المختلفة من السماء ويرتبط ذلك بوضع الشمس (راجع كارتى ١٩٥٨) ومن الممكن تقدير موقع الشمس حتى عندما تكون مخفية أو محتجبة وذلك من مكونات الضوء المستقطب من بقعة من السماء الزرقاء ولعوض الحشرات القدرة على الاستفادة من هذه المعلومات في عمل حركة التوجيه النجمى *astrotaxis* . ويكون ذلك مهماً خاصة في الحشرات الاجتماعية من غشائية الأجنحة عند عودتها لبيوتها ، وتلك معروفة جيداً في النحل حيث تقوم الشغالات برقصات الانصال التي قد تكون موجهة بأحد الشمس في الاعتبار حتى ولو كانت الشمس محتجبة (ارجع إلى فون فرش ١٩٥٠) . وفي الحشرات الأخرى التي يكون عندها المقدرة على الشعور بالضوء المستقطب الموجود من المحتمل أن يساعدها ذلك في الحصول على توجيه ثابت ومستمر .

الفصل السابع عشر

إحداث الصوت

SOUND PRODUCTCION

١٧ - ١ إنتاج الصوت كمحصلة للأنشطة الأخرى

Sounds produced as a by-product of some other activity

تنتج الحشرات كثيراً من الأصوات عند تناولها للطعام أو التنظيف أو التزاوج ولكن ليس هناك دليل بأن أى من تلك الأصوات له فاعلية معينة . وقد يكون للأصوات التي تنتج أثناء الطيران أهمية أكبر .

وتحدث ذبذبة الأجنحة أثناء الطيران موجات تضاغطية وخلخلة في الهواء وبالتالي تنتج صوتاً له نفس تردد ضربات الجناح (سوثافلتا ١٩٦٣) . وكذلك يمكن إضافة مكونات أخرى لتلك الذبذبات الأساسية مثل الاختلاف في تركيب مناطق الجناح وأهتزاز الصدر وبالتالي يكون الصوت النهائي الناتج معقداً وتردده قد لا يعطى علاقة بسيطة مع تردد ضربات الجناح . في الحشرات مثل حرشفية الأجنحة التي يكون تردد ذبذبات أجنحتها منخفض جداً (بمعدل ٢٠ ذبذبة / ثانية يكون الصوت الناتج غير مسموع للإنسان ولكن الحشرات التي لها ضربات أسرع تنتج صوتاً مسموعاً ومعدل طيران النحل حوالي ٢٥٠ ذبذبة / ثانية وبعوض الكيولكس من ٢٨٠ - ٣٥٠ ذبذبة / ثانية ويكون التردد ثابتاً نسبياً لكل نوع . ولكن قد يختلف حسب درجة الحرارة والعمر والجنس .

وعموماً فالأنواع الصغيرة الحجم تكون ضربات الجناح فيها ذات تردد ومعدل طيران أعلى من الأنواع الكبيرة الحجم . والحشرات ذات الجسم الصلب دائماً ما تنتج صوتاً أشد من الحشرات ذات الجسم الفض .

وصوت الطيران للجراد *Schistocerca* هو صوت معقد بترددات تمتد من ٦٠ - ٦٤٠٠ ذبذبة / ثانية على الرغم من أنها تقع بين ٣٢٠٠ و ٥٠٠ ذبذبة / ثانية وتنتج ضربات بمعدل ١٧ - ٢٠ ذبذبة ثانية مرتبطة مع تردد ضربات الجناح ودرج مرب الجراد صوتاً بمعدل سرعة واسعة محدثاً صوتاً ملوياً (هاسل ١٩٥٧ ب) .

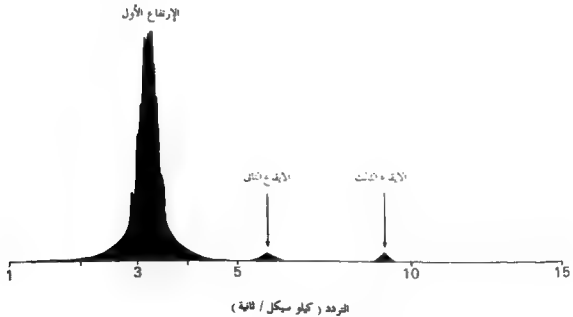
ينتج الصوت كذلك بأجنحة بعض الحشرات عندما تكون في حالة عدم طيران . ففراشة دودة القز *Bombyx* تنتج صوتاً ذو تردد على عندما تجمع حبوب اللقاح . وحشرة *sceliphon* (غشائية الأجنحة) تغطي نفس الصوت عندما تجمع الطين لكي تبني عشها . وتم هذه الأصوات بواسطة سعة اهتزاز بسيطة جداً للأجنحة عند طي الجناح .

١٧ - ٢ أصوات تنتج باحكاك جزء من الجسم بجزء آخر

Sounds produced by the impact of part of the body against the substratum

تنتج حشرات عديدة الأصوات بضرب الأجزاء السفلية بدون أى محور فيها ، فإناث (Psocoptera) *Clothilla* هاكرة صغيرة على السطح البطي تقرع بها الأرض بخفة . وخفساء *Xestobium* تحدث صوت طرق بإحناة رأسها لأسفل وتدفعها بقوة في جدار غيوها في الخشب سبع أو ثمانى مرات في الثانية . وتلك الأصوات تتم عندما تكون الحشرات ناضجة جنسياً . يقرع النطايط *Oedipoda* الأرض بقصبة الرجل الخلفية بعمل ١٢ ضربة (في الذكر) في الثانية في حين تفرع الأنثى ببطء عن ذلك .

وبعض الخمل الأبيض ينتج صوتاً بضربات شديدة لأجزاء الجسم مع السطح المحيط . وجنود الخمل الأبيض *Zootermopsis* تحدث حركات تذبذبية عمودية باستعمال الأرجل الوسطى كتقطعة ارتكاز ، وعلى ذلك فالرأس تضرب أعلى وأسفل ضاربة قمة الفكوك العلوية في الأرض ، وتردد أقل مفي حالة قمة الرأس مع الأرض وغالباً ما يحدث أن تنتج ٢ أو ٣ دقات تتم بالتتابع يعقبها فاصل مدته نصف ثانية قبل تكرار الضربات . والشغالات والبرقات تنتج صوتاً ضعيفاً بضرب دقات رأسها في السقف في حركات تذبذبية عمودية . وينتج الصوت كنتيجة لتنبيه خارجي ، خاصة عند تذبذب الأغشية السفلية ، وتؤدي إلى انطلاق حركة تذبذبية وتضرب بالأفراد الأخرى ، وعلى ذلك يمتد هذا السلوك وتزيد سرعته في المستعمرة والتردد السائد للصوت يكون حوالى ١٠٠٠ ذبذبة / ثانية ، ولكن هذه تختلف لحد ما حسب طبيعة الخشب الذى يعيش عليه الخمل (هوز ١٩٦٢ أ) .

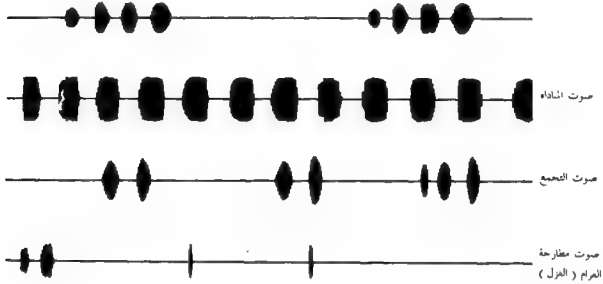


شكل (١٧ - ١) : مجال التردد في صوت *Oecanthus* . لاحظ الفرق في مقياس الرسم عن شكل (١٧ - ٢) (عن ديور تو ١٩٦٣ ب) .

١٧ - ٢ أصوات تنتج بالاحتكاك

Sounds produced by frictional mechanisms

كثير من الحشرات تحدث أصواتاً بحك جزء خشن من الجسم بجزء آخر . ومن السهل تمييز حك خافطة طويلة أو مبرد خشن مع حك آخر . وحركة المحك على جزء من الجسم تحمل الغشاء الذي يرتبط به يتذبذب ، وبالتالي ينتج الصوت وتستخدم رتب كثيرة من الحشرات ميكانيكية الاحتكاك لإنتاج الصوت ولكنها موجودة أساساً في رتب مستقيمة ومختلفة وغمدية الأجنحة .



شكل (١٧ - ٢) : رسم للنمطيات للأصوات المختلفة لصرصور الغيط *Gryllus Compestris* (عن هاسيل ١٩٦٤)

مستقيمة الأجنحة Orthoptera : وفي رتبة مستقيمة الأجنحة توجه طريقتين أساسيتين لاجداث الصرير .

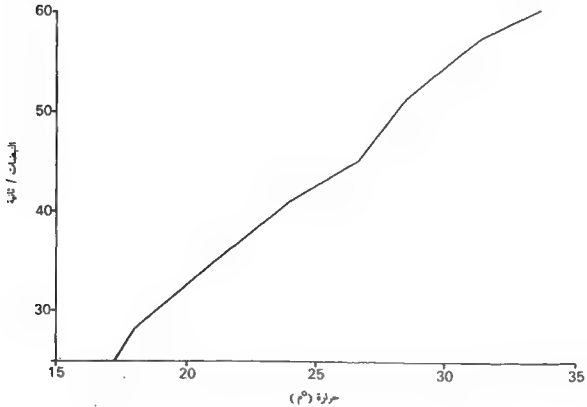
١ — باستخدام الجناح الأمامي كما في *Tettigoniodea* , *Grylloidea*

٢ — باستخدام الجناح الأمامي مع الفخذ في *Acridoidea*

والطرق الاكثر شيوعاً لاجداث الصوت قد أوضحها كيفان (١٩٥٥) .

وفي ذكر الحشرات من جنس *Grylloidea* يتحور العرق الساعدي *Cubital vein* في الجزء السفلي قرب قاعدة الجناح الأمامي إلى صف من الأسنان بينا حافة الجناح المقابل تكون هي المحك ، ويتقابل الجناح الأمامي الأيمن مع الأيسر فإن صف الأسنان في الجناح الأيمن مع محك الجناح الأيسر يعملان سوياً . ولإحداث الصوت ترتفع الأجنحة عن الجسم بزاوية ١٥ - ٤٠ درجة ، ثم تفتح وتغلق وعلى ذلك فإن المحك يحك صف الاسنان محدثاً ذبذبة في الجناح التي تنتج عنه الصوت .

وينتج الصوت عن غلق (طى) الأجنحة وليس عن فتحها . كل حكة بين الحلك وكل سنة تحدث ذبذبة واحدة في غشاء الجناح . وعلى ذلك فالغشاء يذبذب مع هذه الاحتكاكات وبالتالي فتردد الصوت الناتج هو نفسه تردد الاحتكاك للمحك على الأسنان ويكون غشاء الجناح رطباً وتردده الطبيعي لا يدخل في العملية (بيرس ١٩٤٨ ، ووكر ١٩٦٢ رمكو ١٩٦٣ ب وأنه نتيجة لذلك يكون الصوت الناتج تردده منخفضاً ويكون في حدود ٢ - ١٠ كيلو سيكل / ثانية حسب نوع الحشرة . ويكون لها نغمة نقية في التردد الضيق (شكل ١٧ - ١) . وكل عملية قفل للجناح تحدث نبضة من الصوت ، وهذا التردد يقل عند نهاية كل نبضة (دفعة) ، وهذا راجع إلى تردد الحكة وهذه تحدث من الأسنان في نهاية السف . ولكل نوع من صراصر الغيط عدد مختلف من الأغاني (الأصوات) تستعمل في ظروف أو مناسبات مختلفة ، وهذه الأغاني يمكن تمييزها بالثورة التي تحدثها نبضات الصوت وتكرار تردد النبض (شكل ١٧ - ٢) وبالتالي يظل تردد الصوت واحداً تقريباً في كل الأغاني .



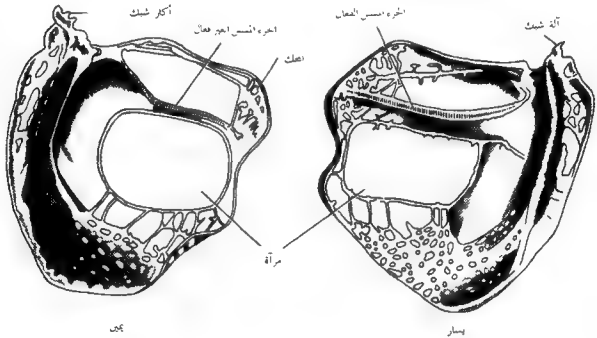
شكل (١٧ - ٣) : العلاقة بين الحرارة ومعدل النبضات في الصوت في حشرة *Oecanthus*.

وتكون الأنواع الأخرى مميزة بتردد أصواتها والتردد التكراري للنبض . على الرغم من أن كلا هذين العاملين يزيد بارتفاع الحرارة (شكل ١٧ - ٣) فإن الزيادة في التردد التكراري للنبض مع الحرارة ربما يعطى منفرداً عن الفتح السريع للجناح ، وعلى ذلك فمن المتوقع حدوث صوت قفل سريع للجناح في وحدة الزمن كما في حشرة *Oecanthus* وهذا قد يؤدي إلى خفض في عدد الأسنان المستخدمة ، وعلى ذلك فإنه تحدث صوت قفل سريع

للجناح كما في *Gryllus rubens* . وليس لآفات صراصير الغيط جهاز إحداث الصوت ولكن ذكور الأعمار الأخيرة من الخوريات لها هذا الجهاز وربما يمكنها إحداث الصرر .

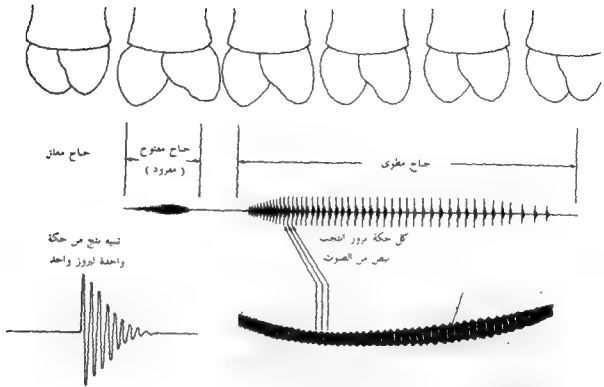
وحمار الصرير *Stidulatory apparatus* في الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Tettigoniodea* مشابه لما هو في صراصير الغيط ، ولكن الجناح الأيسر يتداخل مع الأيمن في الأجنحة مكتملة النمو ، وصف الأسنان الأيسر والمحك الأيمن فقط .

وفي بعض الأنواع التي يكون فيها الجناح الخلفي غائباً والغمدتين قصيرين ومستديرين (شكل ١٧ — ٤) يكون دورها فقط إنتاج الصوت ، وسلسلة الأسنان (الجزء المسنن) والمحك تكون موجودة على كل جناح على الرغم من أن الجزء المسنن الأيسر يكون هو الفعال . وبجانب جهاز الصرير الموجود على أحد أو كلا الجناحين توجد منطقة من الجلد الرقيق الشفاف تسمى بالمرآة وهذه قد تحاط بمناطق أخرى من الجلد الرقيق .

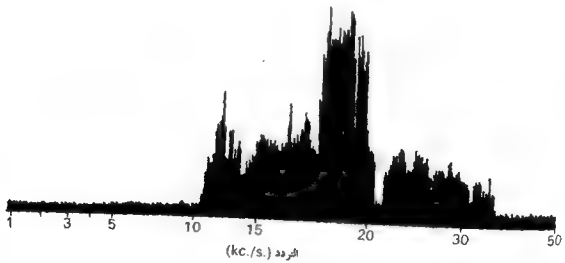


شكل (١٧ — ٤) : الجناح الأمامي في ذكر *Ephippiger* من الجهة البعيدة (ذو مورفو ١٩٦٣) .

وتنتج الحشرات من فصيلة *Tettigoniidae* أصواتاً ذات تردد عالي (من ٥ — ١٠٠ كيلو سيكل / ثانية) ، وعند احتكاك كل سنة أو بروز تحدث سلسلة من الموجات الصوتية (شكل ١٧ — ٥) ، وعلى ذلك فإن الطي الكامل للجناح يعطى سلسلة سريعة من النبضات *Pulses* ، وكل بروز يحتك بسبب اهتزاز الجناح وبالتردد الذاتي يعطى الصوت ذو التردد المطلوب . (شكل ١٧ — ٦) . ويعتقد بأن عدداً من الأجهزة الرنانة يعمل . وربما يكون الصوت الأصلي يولد عملية يدخل فيها الجناح ككل . بينا المرأة والأجزاء المحيطة من الجناح تحدث تأثيراتها الخاصة على الوسط المحيط (بروتون ١٩٦٤) .



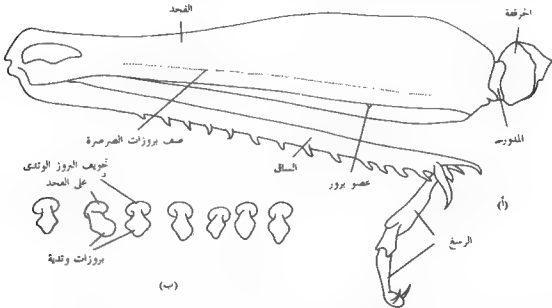
شكل (١٧ - ٥) : الصرير في حفرة Ephippiger توضح حركات الجناح وعلاقتها بإنتاج الصوت تفصيل حفرة من الجناح الأيسر بين الجزء المسلس ورسم ترددات سلسلة الموجات الصوتية (pulse) أنتجتها باحتكاك بروز واحد (سن واحد) .



شكل (١٧ - ٩) : مجال التردد لصوت حفرة (Ephippiger)

ولبعض إناث النطاطات Tettigoniids لها جهاز إحداث الصوت أو الصرير ، ولكن هذا يكون أقل تطوراً من مثيله في الذكور .

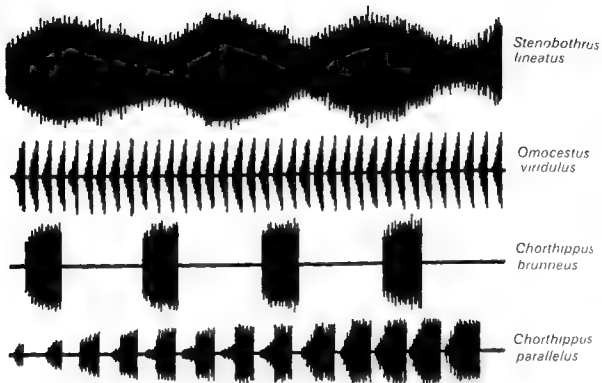
و غالبية الجراد من فوق فصيلة Acridoidea تنتج أصواتاً بحك فخذ الرجل الخلفية في الجناح . وفي Acridinae تحتك خافة على السطح الداخلي للفخذ الخلفي بعرق ذو بروز غير منتظم . بينما في Truxalinae يوجد صف من البروزات الودية على الفخذ تحتك مع العرق البارز في الجناح الأمامي (شكل ١٧ - ٧) . تلك الحركة تجعل الجناح يهتز وبالتالي ينتج الصوت ، ويختلف هذه الترددات (الذبذبات) من ٢ - ٢٥ كيلو سيكل / ثانية وإلى حد ما يختلف تردد الصوت حسب النوع وحتى في الحشرة الواحدة يوجد مجال واسع للذبذبات نتيجة للرنين المختلف للأجزاء المختلفة من الجناح . وكل حركة من الفخذ تعطى نبضة واحدة من الصوت وغالبا ما يكون جهاز الصرير موجوداً في الأنثى والذكور .



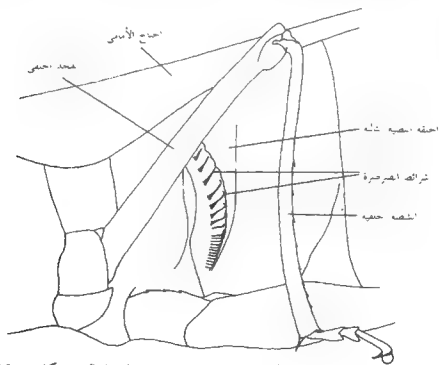
شكل (١٧ - ٧): (أ) منظر من السطح الداخلي للرجل اليسرى لذكر Stenobothrus توضح موضع بروزات الصرير (ب) بعض بروزات الصريرة مكبرة .

وكما في صراصير الغيط يكون لكل نوع من الحشرات صوت مختلف . ولذلك يمكن تمييز الأنواع بعضها بواسطة تردد الذبذبات لكل منها (شكل ١٧ - ٨) .

وتوجد كثير من أجهزة الصرير الأخرى في بعض الحشرات التابعة لفوق فصيلة Acridoidea ، وهناك مثال لذلك من فوق فصيلة Pneumoridae . وفي هذه الحالة يتكون الصف المسن من سلسلة من الدعامات الشعاعية على جانبي الحلقة البطنية الثالثة (شكل ١٧ - ٩) . وهذه تحتك مع صف من الأسنان على السطح الداخلي للفخذ الخلفية ويمكن لنهاية البطن في النطاطات أن تعمل كصندوق صوت ويتحكم في الصوت أو تلفيه (كيثان ١٩٥٥) .

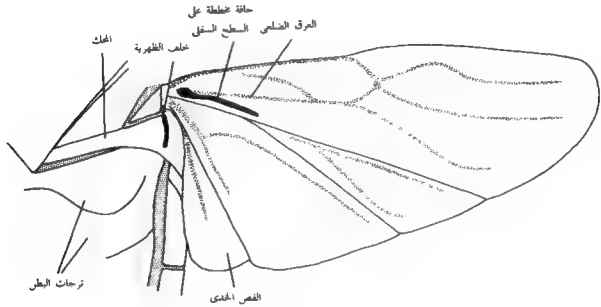


شكل (١٧ - ٨) . تسجيل للذبذبات صوت المادة أو الصوت الصادر للذكور لأربعة طاعات اعطرية التسجيل للذبذبات و حشرة *Chorthippus Parallelus* توصف حلة واحدة من الصوت الذي يتكون من مجموعة من الجمل . الرسم المسجل حوالي ثلاث نوا



شكل (١٧ - ٩) . منظر جانبي للجانب الأيسر للقاعدة البطن للذكر *Pneumona* جهاز العنبر (كيتين ١٩٥٥) .

وفي حشرات رتبة مختلفة الأجنحة (*Heteroptera*) تحدث ميكانيكية الاحتكاك للصيرير على نطاق واسع بين *Pentatomomorpha* حيث سجل ١٥ طريقة مختلفة (ليستون ١٩٥٧ ، ليستون وبرنجل ١٩٦٣) . وأكثر تلك العمليات انتشاراً هي وجود الصف المسنن على السطح البطنى الذى يحتك بحك على الرجل ، أو يوجد هذا الصف المسنن على الجناح ويحتك مع الحك على السطح الظهري . وعلى سبيل المثال ، لكل من الجنسين لحشرة *Kleidocerys resedae* حافة تشبه العرق على السطح السفلى للجناح الخلفى وتعمل هذه الحافة تحطيظاً مستعرضاً حوالى ١٧ ميكرون منفرداً . ويحتك على حك تمتد من الحافة الجانبية للترجة خلف الظهرية *metapostnotum* (شكل ١٧ - ١٠) .



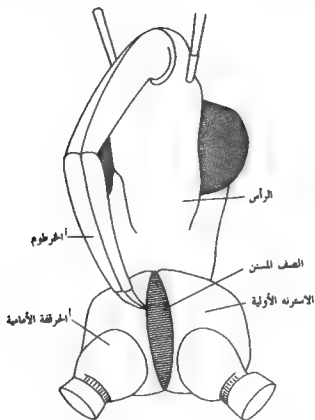
شكل (١٧ - ١٠): الجناح وجزء من الصدر والبطن لحشرة *Kleidocerys resedae* من السطح الظهري توضح جهاز الصيرير .

عموماً *Cimicomorpha* لا تحدث صيريراً . ولكن الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Reduvioidea* كلها لها صف مسنن بين الرجل الأمامية التى تحتك مع قمة الخرطوم (شكل ١٧ - ١١) وهذا الجهاز يوجد في الذكور والأنثى واليرقات .

من غير المعروف أن *Amphibiceorisae* تصدر أصوات ولكن يوجد استثناء وحيد منها هي فصيلة *Veliidae* ولكن كثير من *Notonecta*, *Corixa*, *Hydrocorisae* على سبيل المثال معروفة بالصيرير في الهواء والماء .

والصوت الذى تحدثه الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Reduvioidea* ذو طبيعة غير منتظمة (شكل ١٧ - ١٢) ولكن في غيرها من مختلفة الأجنحة *Heteroptera* فإن النغم أو الصوت يكون منتظماً ولو أنه يوجد

بينها اختلافات واضحة فبعضها مثل حشرة *Sehirus* لها أصوات مختلفة أى لها نبضات ذات تردد مختلف ، والتردد الأساس للصوت الناتج مماثل للتردد الطبيعي عند تنبيه التركيب الجليدى والتردد التكرارى للنفض مسلو لتردد الاحتكاك لصف الأسنان (المسنن) .

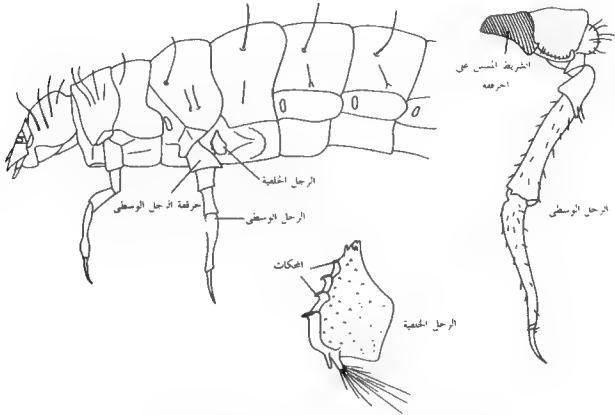


شكل (١٧ - ١١) : منظر بطني للرأس . الاسترنة الأمامية لحشرة *Coranus* (Heteroptera) توضع قمة الحرقوم بحسك مع الصنف المسنن بين الحرقلتين .



شكل (١٧ - ١٦) : ترددات الصوت الذى تنتجه يرفقات الجبر الرابع لحشرة *Coranus* تأخذ حوالى ٧ - ١٠ ثانية (عن هسكيل ١٩٦١) .

غمدية الأجنحة : يحدث الصرير بإستخدام ميكانيكية الاحتكاك كما في كثير من الخنافس ، خاصة فصائل *Curculionidae*, *Tenebrionidae*, *Scarabaeidae*, *Carabidae* حيث تستخدم أجزاء كثيرة من الجسم في إنتاج الصوت في الأنواع المختلفة ، ولكن أكثرها شيوعاً هما الغمدين . ففي حشرة *Oxycheila* على سبيل المثال توجد حافة مخططة على طول حافة الجناح التي تحتك بمنطقة حافية على الفخذ الخلفي . وفي يرقات التابعة لفصائل *Passalidae*, *Lucanidae*, *Geotrupidae* يحدث الصرير بحك سلسلة من الحواف على حرقفة الرجل الوسطى مع محك على المدور للرجل الخلفية . وفي يرقات *Passalids* تختزل الرجل الخلفية جداً لكي تعمل كمحك ولا تستعمل في الحركة (شكل ١٧ - ١٣) .



شكل (١٧ - ١٣) : يرقة *Passalus* توضح جهاز الصرير (من هيكيل ١٩٦١) .

حرفشفية الأجنحة : بعض الحشرات الياقعة من رتبة حرفشفية الأجنحة مثل *Nymphalis io* تنتج صوتاً بحك عروق الأجنحة مع بعضها البعض . وحشرة *Thecophora* لها عروقاً خاصة على الجناح الخلفي تحتك بالرسغ المتحرك للرجل الخلفية ويمكن أن توجد أنماط أخرى من الأجهزة .

وتوجد ثلاثة أنماط رئيسية للصير تحدث في عذارى حرشفية الأجنحة باستثناء الأصوات المكسبة التي تنتج عن حركة العذراء في الشرنقة (هتون ١٩٤٨) . في عشر فصائل خاصة ، *Saturindae* ، *Lymontridae* ، *Papilionidae* ، *Hesperiidae* تكون مجموعة الحواف المستعرضة بمثابة الحواف الأمامية لبعض حلقات البطن التي تحتك مع عقد (درنات) على الحافة الخلفية للحلقات السابقة ، التي تحتك مع بعضها نتيجة لحركة البطن . وفي فصيلة *Noctuidae* قد يكون للعنقاء مناطق خشنة على الرأس والصدر والبطن تحتك مع الحافة الداخلية للشرنقة . أو أن يكون السطح الداخلي للشرنقة به حافة ، وعلى ذلك فإن حركة الالتواء المتكرر للعنقاء يحدث صوت الحك .

وعنقاء حشرة *Grangara thyriss* لها زوج من الحواف المستعرضة على كلا الجانبين على الخط الوسطى البطنى للحلقة البطنية الخامسة . وتتمد الشفاه الطويلة بين وأسفل هذه الحواف حيث تكون نفسها مخططة عرضياً وعلى ذلك عندما تنقبض البطن تحتك مع الحواف محدثة صريراً .

مجموعات حشرية أخرى : توجد أجهزة أحداث الصوت كذلك في عدد آخر من المجموعات الحشرية . وسوف نعطي هنا بعض الأمثلة المحددة :—

فيرة (*Odonata*) *Epiophlebia* لها مناطق جانبية ذات حواف على حلقات البطن من ٣ — ٧ وهذه تحتك بالسطح الداخلي للفخذ الخلفية التي تكون بها حافة (بروز) كذلك إحداث الصوت في يرقات (*Trichoptera*) *Hydropsyche* يشبه الحالة السابقة حيث أن لها حواف على جانب الرأس وأخرى على الفخذ الأمامي (جونستون ١٩٦٤) .

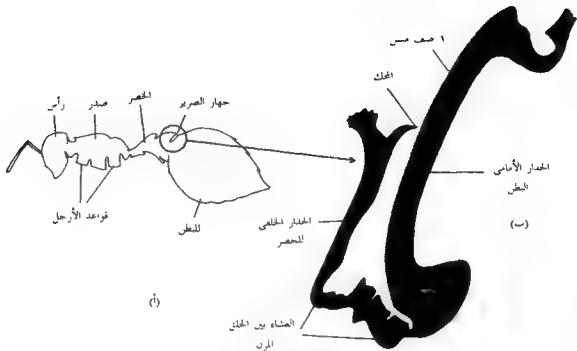
وفي النمل وكذلك في *Myrmicinae* ، *Darylineae* ، *Ponerinae* يحدث الصير ويكون التخطيط على قاعدة البطن الذي تحتك مع حافة في الخصر (شكل ١٧ — ١٤) . وفي فصيلة *Trypetidae* (ثنائية الأجنحة) تنتشر مواضع إحداث الصوت في الذكر كما في حشرة *Dacus tryoni* التي تكون بها المنطقة الموجودة بين العرق الزندي والشرجي في كل صباح تبرز من الظهر للبطن بفعل عدد من الأشواك يتراوح بين ٢٠ — ٢٤ شوكة موجودة على صفيين في الحلقة البطنية الثالثة وبالتالي تحدث الصوت .

١٧ — ٤ أصوات تنتج من ذبذبة غشاء

Sounds produced by vibrating membrane

الأصوات التي تنتج من ذبذبة الغشاء الذي يرتبط مباشرة بالعضلات ، شائعة في رتبة متشابهة مختلفة الأجنحة وبفصيلة *Pentatomidae* وبعض حرشفية الأجنحة من فصيلة *Arctiidae* . وقد درست ميكانيكية هذه الطريقة بالتفصيل في فصيلة *Cicadidae* (برنجل ١٩٥٤) حيث توجد خاصة في الذكور ولكنها أحياناً توجد في الإناث .

وفي المنطقة الظهرية الجانبية للحلقة الأولى من حشرة *Platypleura* (*Cicadidae*) توجد على كل جانب منطقة من الجليد الرشيقي مدعم بحافة جليدية سمكية وسلسلة من الدعامات الظهرية البطنية . هذه المنطقة من الجليد تكون



شكل (١٦ - ١٧) : (أ) رسم تخطيطي لحشرة *Myrmica* توضح موقع جهاز احدث الصوت
(ب) رسم تخطيطي لقطع طولى في الجليد لجهاز إحداث الصرير (عن ديموريو ١٩٦٣ : ٤).

الطبلية (شكل ١٧ - ١٥) وتكون محمية بامتداد أو بروز أمامي للبطن مكونة لغطاء الطبلية . وداخلياً توجد دعامة ضاغطة تمتد من السطح البطني للحافة الخلفية للحافة المدعمة وعضلة الطبلية وتمتد متوازية مع الدعامة الضاغطة . وتظهر من الناحية البطنية وتمتد في تحويف ويحده هيكل وتدى apodeme متصل بالطبلية . ويوجد خلف الطبلية كيس هواء يحيط بالعضلة ويتصل مع الخارج عن طريق الثغر التنفسي في الصدر الخلفي . ووجود كيس الهواء يجعل حركة الطبلية مرة في التذبذب .

وتمتد من السطح البطني للصدر للغشاء الحرسى operculum الذى يغطى تحويف يحتوى على العضو الطبل ومنطقة من الجليد وعشاء مثنى يفصل الأكياس الهوائية عن التحويف أسفل الغطاء . وعندما ترتفع البطن فإن الغشاء يتمدد .

ينتج الصوت عندما تنقبض عضلة البطن جاذبة الطبلية وعلى ذلك تُشد للداخل محدثة طرقة أو فرقة . وعند انبساط العضلة تعود الطبلية لوضعها الأصيل بخاصية مرونة الجليد المحيط وتحدث الطرقة أو الفرقة الثانية . وعلى ذلك فإنه تحت ظروف التجربة يحدث صوت فرقة مزدوجة بعد كل انقباض للعضلة (شكل ١٧ - ١٦) . وعلى الرغم من أن سعة الاهتزاز للفرقة للداخل فإنها تكون أقل من الفرقة للخارج وهذا تحت الظروف العادية ولكن ذلك يختلف حسب الاختلاف في تردد الطبلية ولذلك تكون فرقة الداخل أكثر قوة من الخارج .

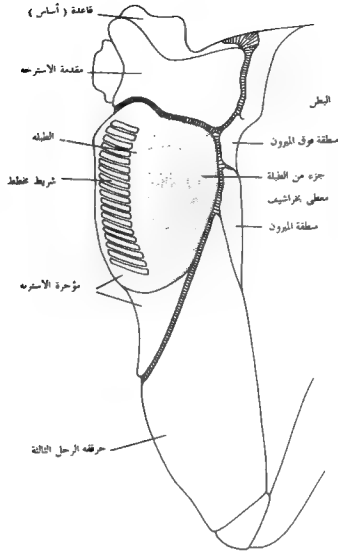
وفي حشرة *Platyptera capitata* يعطى تردد التنبيه ١٢٠ / ثانية . نبضا تردديا تكراريا ٣٩٠/ثانية وانقباض عضلة الطيلة ليس عضليا في *Magicada* ولكنه عبارة عن تنبيه عصبي . وفي مثل تلك الحالات يحدث ترد النبض التكرارى العالى بطرق مختلفة ويقدر تردد الصوت الناتج بالتردد الطبيعي للطيلة الذى يكون في حشر *P. capitata* حوالى ٤٥٠٠ سيكل / ثانية وفي بعض الأنواع يكون المسبب هرمونيا وهذا يرجع إلى تعقد عشا. الأكياس الهوائية التى تكون مرتبطة مع تردد الطيلة ولذلك فكثافة أو شدة الصوت الناتج تزيد .

وميكانيكية إحداث الصوت متشابهة في جميع الأنواع التى درست ولكن لكل منها تردد تكرارى مختلف ، وهذا راجع لاختلاف ذبذبات الطيلة . ويمتد من تنوع من الجزء الخلفى على الصدر الخلفى إلى الحافة الأمامية للطيلة ويسمى بالعضلة الشادة . وعندما تنقبض تلك العضلة تجذب حافة الطيلة وبالتالي يزيد تحذب الطيلة من الصوت الناتج ولكنه يقلل التردد التكرارى . وانقباض العضلة الشادة أو عضلات مساعدة ترفع البطن وتجذب الغشاء المثني وتزيد المسافة بين البطن والغشاء وهذا يغير التردد الرنان للأكياس الهوائية وبالتالي يمكن أن يساعد على زيادة شدة الصوت . ويختلف ذلك من حشرة إلى أخرى لاختلاف مقدرة العضلات في كل زوج من الطيل تعمل متزامنة . وربما يرجع ذلك لاستمرار التنبيه العصبي للعضلات ولكنها تظل في حالة الانقباض العضلي لعضلة الطيلة ، وربما يكون راجعا إلى تأثير ميكانيكي يظهر من الوصلات البطنية لعضلات الطيلة في الجانبين . وبينما الحشرة تصدر الأصوات فإن بعض العضلات البطنية تمتد حتى انقباض الاسترنة وبالتالي فإن تلف الجهاز السمعي بالصوت الشديد أمر مستبعد .

وتوجد ميكانيكية أخرى لجهاز الصوت في الحشرات التابعة لفصيلة *Arctiidae* (حرشية الأجنتحة) التى تتكون فيها الطيلة من طبقة رقيقة من الجليد على جانب الصدر الخلفى (شكل ١٧ - ١٧) (بلست وآخرون ١٩٦٣) . وهذه تغطي بالحرشيف من الخلف ولكن من الأمام يوجد تمخطيط متوازي يختلف في العدد من ١٥ - ٢٠ في حشرة *Melese* وفي أنواع أخرى قد تصل إلى ٦٠ تمخطيط .

والعضلة المؤثرة الأساسية هي العضلة الحرقفية القاعدية . وعندما تنقبض تلك العضلة فإن الطيلة تُشد للأمام ، بداية من الظهر وتمتد على طول الشريط المخطط ، وكل خط يشد إلى منطقة الشد ثم ينفصل . وعلى ذلك فكل شريط (خط) يعمل كطيلة صغيرة . وشد كل واحدة تغطى نبضة من الصوت وعلى ذلك فالطيلة ككل تغطى تذبذب يتراوح ما بين ١٢ - ٢٠ نبضة . وعندما ترغى العضلة فإن الطيلة تندفع للخارج وهذا راجع لمرونة الجليد المحيط . وبالتالي تنتج سلسلة من النبضات .

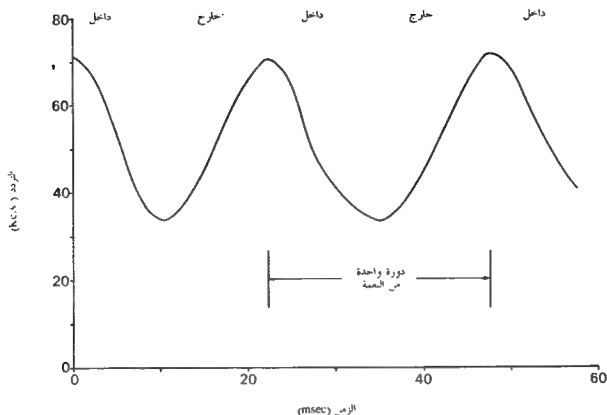
والصوت الناتج من حركة الداخل أظهر انخفاضاً متتالياً في التردد ، والآخر الذى نتج على حركة الخارج يعطى حركة مضطربة (شكل ١٧ - ١٨) مثل هذه الدورات المبرجة تحدث في داخل ١ - ٢٠ بمعدل ٢ - ٤ نبضة / ثانية . فأغلب الصوت الناتج يقع في مدى ٣٠ - ٩٠ كيلو سيكل / ثانية . وهذا المدى ذو المجال الواسع يمتد من ١١ - ١٦٠ .



شكل (١٧-١٧): رسم تخطيطي السطح الجانبي للصدر الخلفي لـ *Molese* يوضح موقع الطبلة بالعلاقة مع الأذواء المجاورة (بليست وآخرون ١٩٦٣).

ويوجد نمط آخر مختلف هو صرير ملكة النحل . وهذا الصوت ينتج من ذبذبة تراجعات الصدر (روبر ١٩٦٤) ولذلك قد يعرف بأنه غشاء يتذبذب آليا .

وينتج الصوت بواسطة الملكات العذارى ، ويتوقف الميل للصرير عندما يكتمل تكوين الأرجل أو الملكات التي سوف لا تضع بيضا . وعملية الصرير في الأنثى البكر يتكون من جمل تبدأ نبضة طويلة من الصوت يتبعها سلسلة نبضات قصيرة بتردد أساسي من ٥٠٠ سيكل / ثانية في تجمانس . والملكات التي تكون مازالت في العين السادسة الشمعية يمكنها الصرير ولكن تكون في نبضات قصيرة فقط بتردد قصير .



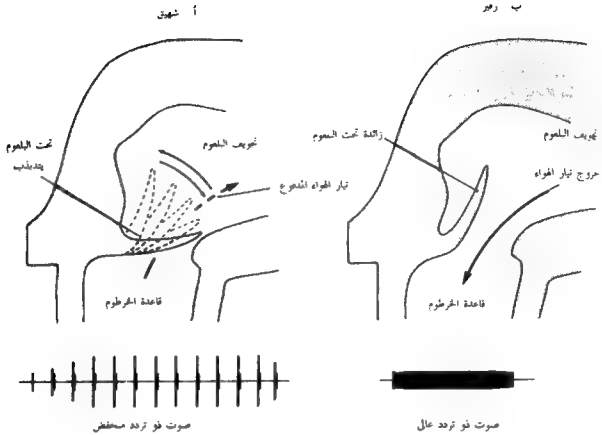
شكل (١٧ - ١٨) : رسم تخطيطي يوضح دورات النبضة للمكونات الأساسية لتردد الصوت لحشرة *Telese* كل دورة انتجت بواسطة حركة للداخل والخارج IN- OUT على الطبلية (عن بيلست وأغرين ١٩٦٣) .

١٧ - ٥ إنتاج الصوت بامرار تيار من الهواء

Sound produced by a pulsed air - stream

الحالة الوحيدة التي تمت دراستها لهذا النوع من إنتاج الصوت كانت على حشرة *Acherontia* (حرشفية الأجنحة) . حيث يسحب الهواء خلال المعص (الخرطوم) باتساع البلعوم محدثاً تدبذباً في زائدة تحت البلعوم محدثاً سحباً لتيار الهواء (شكل ١٧ - ١٩ أ) . وفي هذه الحالة ينتج صوت بتردد حوالي ٢٨٠ سيكل / ثانية وانقباض البلعوم مع تحت البلعوم يدفع أو يطرد الهواء محدثاً صفارة عالية (١٧ - ١٩ ب) وتكرر هذه العملية بسرعة .

وينتج الصرصور *Gromphadorhina* صريرا يدفع الهواء للخارج من الثغور التنفسية .



شكل (١٧-١٩): مقطع طولي يغطي رأس حشرة *Acherontia*. يوضح طريقة إحداث الصوت وذبذبات الصوت الناتج في حالة السهيل والزفير (عن دور مئير ١٩٩٣).

١٧ - ٦ شدة الصوت Intensity of the sound produced

الدراسات في هذا المجال قليلة نسبياً حيث تم قياس المسافة التي يمكن سماع الصوت منها وتختلف هذه المسافة تبعاً لحساسية المستقبل ولكن اذن الانسان يمكنها تمييز الصرير من مسافة ١ أو ٢ متر ، وفي حشرة *Nemobius sylvestris* (مستقيمة الأجنحة) من مسافة ٨ متر . وفي حشرة *Tettigonia viridissima* (مستقيمة الأجنحة) من مسافة ١٠٠ متر . والحفار من بُعد ٣٥٠ متر .

١٧ - ٧ فاعلية الأصوات الناتجة Significance of the sounds produced

الصوت الذي تنتجه الحشرات يمكن تقسيمه إلى : اذا ما كانت الحشرة ترسل اشارات للأنواع الأخرى وهذه تكون متخصصة جداً . أو أن هذه الاشارة للأفراد الأخرى من نفس النوع . وتكون هذه الحالة غفصص داخلي .

١٧ - ٧ - ١ فاعلية الأصوات ذات التخصص خارجي

هذا النوع من الأصوات . أصوات غير منتظمة ليس لها تردد نبضات منتظم (ارجع إلى شكل ١٧ - ١٢) وهذا يغطي مجالاً كبيراً من الترددات . وعادة ما يكون هذا الصوت صادراً من كل من الأنثى والذكور وأحياناً يصدر من المرافقات . وأصوات هذا النوع ، التي تضم أصوات خنافس *rechuiids* وعذارى حرشية الأجنحة ، وتكون مختصة بالدفاع والحماية وربما التنبيه أو الحماية من المفترسات أو تنبيه أفراد أخرى من نفس النوع بوجود مفترس .

أحياناً توجد أنماط أخرى من صرير الإنذار مثل صوت المهسمة الذي يحدثه فتح الأجنحة في فراشة الطاووس لتظهر البقع العينية ونفس الحالة في فصيلة *Acrtiidae* .

ويرتبط انتاج الصوت باظهار ألوان من الإنذار وتحاول المفترسات تعلم كيفية تفادي تلك الأصوات المميزة والأصوات المرتبطة بتوضيح الرؤية تنتج كذلك بواسطة فرس النبی والنطاطات .

١٧ - ٧ - ٢ أصوات تخصصها داخل

هذا النوع من الأصوات هي أصوات ذات نبض منتظم التردد .

الفرز Courtship : درس نظام احداث الصوت بالتفصيل على مستقيمة الأجنحة وكذلك مختلفة الأجنحة . ومستقيمة الأجنحة لها خمسة أنماط من الأصوات تخصص بالناداة ، والفرز *Courship* ، والتزاوج والتجمع والتنبيه وتختلف كل واحدة عن الأخرى في تردد النبض التكراري وشكل النبض (راجع شكل ١٧ - ٢) . ففي النطاطات تستجيب الأنثى للذكر في بعض الأحيان فقط تبعاً لحالاتها الفسيولوجية حيث لا تستجيب حتى تصبح ناضجة جنسياً أو لمدة حتى ٢٤ ساعة قبل وضع البيض ، وكذلك بعض وضع البيض . كذلك تثبط تلك الاستجابة بالتزاوج . ربما يكون ذلك بفعل عامل كيميائي ينتقل مع الحيوانات المائية ولكنه يعود مرة ثانية بعد عدة أيام . وتختفي الاستجابة كلية قبل عدة أيام من الموت .

والسلوك الجنسي لحشرة *Chortshippus brunneus* يكون مميزاً عن ذلك الذي يحدث في النطاطات البريطانية . فإذا سمعت أنثى (في حالة التأهل للاستجابة للأصوات) صوت صادر من ذكر فإنها تصدر صوتاً كذلك للرد عليه .

الفصل والتجمع الجنسي Sexual isolation and aggregation : للأصوات المختلفة للأنواع المختلفة من النطاطات *grasshoppers* وصرابير الغيط *crickets* تأثير فعال في عزل أفراد النوع الواحد ، ومن المعتقد أن الاختلاف بين الأنواع في الصوت لا يحدث إلا بعد أن يحدث فصل مورفولوجي في النوع ، ولكن في نوعي النطاطات *Chorthippus C. biguttulus* يكون الفرق في الأصوات ذو أهمية كبيرة في عزل النوعين عن بعضهما . وهذان النوعان متشابهان للدرجة كبيرة ويمكن تمييزهما مورفولوجياً ببعض الصفات البسيطة جداً وهما لا ينفصلان بيئياً ولهما نفس سلوك التزاوج وبالتالي حدوث الخلط بينهما في التزاوج ممكن في المعمل . ولكن في الحقل لا يحدث إلا نادراً . والفرق الأساسي بين الأنواع هو أصواتها حيث أن للصوت تأثير فعال في التوجيه والتنبيه لأفراد النوع الواحد فقط .

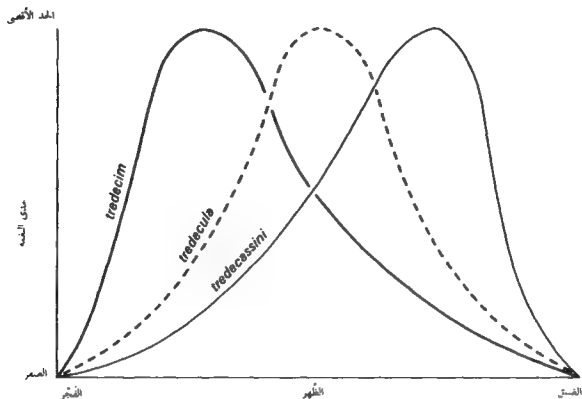
وبالتالى يجذب الذكر بسرعة للأنثى ، وتكون الأنثى تكون أكثر رغبة في التزاوج حتى في وجود أصوات أخرى لأنواع أخرى . وهذا العامل من عوامل السلوك يكون فعالاً في فصل نوعين مختلفين في مكان واحد (يريك ١٩٥٨) .

وفي بعض الحشرات يؤدي إصدار الصوت إلى التجمع والتراحم . ويحدث ذلك في حشرات Cicadas حيث أن لها لحناً واحداً يؤدي إلى التجمع للأنثى والذكور في مكان مناسب وعليه فمن الممكن أن يجتمع أفراد النوع الواحد على شجرة معينة . ويوجد في جنوب أمريكا ثلاث أنواع من Magiciado تتواجد في نفس المكان ، ويحدث في المعمل تداخل في التزاوج بين أنواعها . ولكن ليس هذا هو الحال بالنسبة للحقل . ويكون هذا الصوت مشابهاً لصوت المناداة الذى يطلقه الذكر . فكل الحشرتين توجه نفسها وتتحرك في اتجاه الأخرى . وتتوقف لكلى تطلق أصواتاً من فترة لأخرى ، وفي النهاية يؤدي ذلك لأن يرى كل منهما الآخر . وعندما يرى الذكر الأنثى يبدأ في إصدار صوت الغزل . ولكن اذا حدث ووجد ذكر آخر في نفس المنطقة فكلهما يبدأ في إطلاق أصوات عالية حتى يترك أحدهما المكان . وفي أثناء هذا الغزل يقوم الذكر بحركات قفز وفي النهاية يقفز على الأنثى ويحاول التزاوج معها ، فإذا لم تقبل الأنثى يبدأ مرة أخرى في إصدار صوت الغزل . فإذا تحركت الأنثى للتزاوج يبدأ الذكر في إصدار صوت التزاوج Copulation song الذى يكون له تأثير . عليها وفي المجموعات الأخرى مثل حشرة Pentatomomorpha والحشرات التابعة لفصيلة Trypetidae يحدث كذلك أن يؤدي إطلاق الأصوات إلى التقاء الجنسين ، ولكن عادة لا تطلق الأنثى أى أصوات بل يقوم الذكر بذلك وعلى هذا تتحرك الأنثى نحوه . والعكس صحيح في البعوض ، فذكر بعوض الایدس Aedes aegypti يستجيب لصوت الأنثى ويجذب لها . ولا تنجذب الإناث الغير بالغة لأن صوتها ذات تردد منخفض ، ولكن يصل إلى مستوى الجذب عندما تنضج الأنثى ، وتظل كذلك بقية حياتها . ويمكن للذكر تمييز صوت الطيران عند الأنثى على الرغم من وجود أى ضوضاء في المكان . الذى يحدث فيه تجمع لكل نوع كنتيجة لاختلاف الصوت في كل منها وكذلك ميل أفراد كل نوع لإصدار أصواتها في أوقات مختلفة من النهار . (شكل ١٧ - ٢٠) . بهذه الطريقة يقل أى تداخل في التزاوج بين الأنواع وبالتالي يحدث العزل الجنسي بينها (الكسندر ومور ١٩٦٢) وفي سيلان يكون لحشرات cicadas صوت واحد تصدره ويختص بالتجمع ، ولكن في جنوب أمريكا يعرف من هذه الأنواع أن لها غزل Courtship كذلك .

وأصوات النشاطات تؤدي للتجمع . فإذا فصل ذكر أو أنثى لمدة ٢٤ ساعة فإنها توجه وتحرك نفسها في اتجاه الصوت حتى تقترب من أصوات المجموعة (هيسل ١٩٥٧ ، ١٩٥٨) .

الصرير العدواني Aggressive stridulation : يوجد هذا النوع بوضوح في صراصير الفيط . فكل ذكر من حشرة Oecanthus له منطقة حوالى ٥٠ سم^٢ يطلق فيها الصوت العادى . إذا ما دخل صرصور آخر هذه المنطقة فإن الصرصور يطلق أصواتاً عنيفة شديدة تكون مميزة عن الأخرى (شكل ١٧ - ٢) ، والذكر الذى يدخل المنطقة يتحارب معه وقد يحدث قتال بينهما ، حيث يحك كل ذكر الآخر بقرون الاستشعار ويدفقه ويعضه حتى يجهد أحدهما الآخر . والذكور المقيمة في المستمرة (المجموعة) تصدر أصوات أقوى في حالة التجمع عن غيرها .

وتلك الأصوات العنيفة ربما يكون لها تأثير في انفراد الذكر بأكثر مساحة ممكنة وفي نفس الوقت تقلل التداخل في التزاوج . وحدثت الأصوات في أنواع أخرى قد يساعد الانثى القادمة لكي تستدل على الذكر .



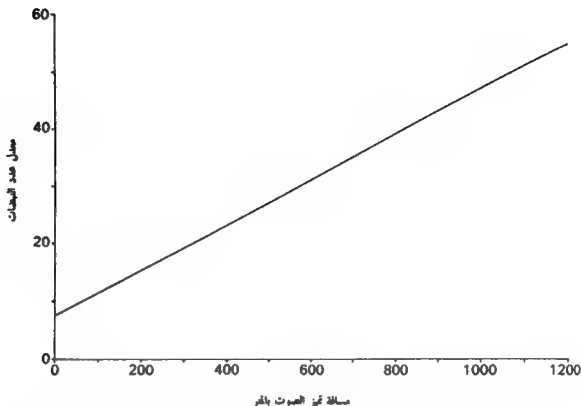
شكل (١٧ - ٢٠) : نشاط التزاوج لثلاثة أنواع من الحشرات التابعة لجنس *Magicicada* تعيش في نفس البيئة (عن الكسندر ومور ١٩٦٢) .

صوت الاتصال بين الحشرات الاجتماعية ونصف الاجتماعية

Sound communication in social and semi - social insects

في تلك الأنواع من الحشرات تحدث الأصوات بهدف الاتصال بينها دون الجذب والتزاوج ، فـشغالات نحل العسل مثلاً تحدث صوتاً أثناء الجري المستقيم في رقصتها . وتناسب عدد النبضات ومدة الصوت الكلية مع بعد المسافة عن الغذاء شكل (١٧ - ٢١) ، وقد تستعمل هذه الأصوات مع عدد هزات البطن *Waggles* في الجري المستقيم ، لتقدير المسافة عند الغذاء للأفراد الأخرى في المستعمرة .

وقد يكون الصوت مهماً أكثر من الابصار في الظلام داخل الحلية ، ولما كانت الشغالات الأخرى تميل إلى لمس صدر النحل الراقص فقد تحس التذبذب في الصدر الذي قد يكون هو مصدر اصدار الصوت (وورنر ١٩٦٢ ، ١٩٦٤) .



شكل (١٧ - ٢١) : العلاقة بين معدل النحل التي يتبعها النحل في أثناء الجري المستقيم في الرقص ومسافة موقع الغذاء من الخلية (بعد ووتر ١٩٩٢) .

وصوت الملكة في غل العسل ينه أفراد المستعمرة بوجود ملكة عنراء في المستعمرة وتوضع ما إذا كانت حرة أو مازالت في داخل البيت الملكي .

وفي الجراد قد يكون صوت الطيران له أهمية اجتماعية . مثلاً صوت الطيران لسرب من الجراد الصحراوي *Schistocerca* ربما ينه الجراد الآخر على الأرض ليندأ في الطيران (الاقلاع) ، كما أن صوت الطيران للسرب يساعد على استمرار طيران وتماسك السرب Cohesion . فإذا ما أرادت جرادة أن تخرج من السرب فإنها تمر أسفل السرب حوالي ٥ أمتار حيث يمكنها سماع باقي السرب .

كذلك قد يحدث تنبيه غير مماثل للجراد لكي يرجع للخلف اعتماداً على صوت السرب (هسيل ١٩٥٧ ب) وصوت فرد واحد من الجراد يمكن تمييزه للآخرين من بعد ٢ - ٣ متر . ويظهر الجراد في الأسراب على مسافة معينة من الآخرين وربما يكون صوت الأفراد هو محور تلك المسافة .

١٧ - ٨ التحكم في انتاج الصوت Control of sound production

١٧ - ٨ - ١ تليه اصدار الصوت

تبدأ الحشرات في اصدار الصوت كنتيجة للتوازن بين التنبيه الداخلى والخارجى . ويضم التنبيه الخارجى العوامل الطبيعية للبيئة ، فمثلا الحرارة قد تتحكم في النشاطات حيث تطلق الاصوات عندما تكون درجة الحرارة مرتفعة أو الاشعاع الشمسى شديد (ريتشارد وولف ١٩٥٤) . والضوء كذلك مهم لبعض الأنواع ، فبعض أنواع النشاطات (tettigoniid) حشرات ليلية والبعض الآخر نهاريه ، ويحدث اصدار الصوت فقط في وقت معين من اليوم بالنسبة لكلا الممثلين لحشرة cicadas في أمريكا الجنوبية وسيلان (شكل ١٧ - ٢٠) . وبجانب العوامل الطبيعية فإن العوامل الحيوية لها أهمية كبيرة في التنبيه لاحداث الصوت . وأهم العوامل الحيوية الخارجية هي الابصار والشم وأعضاء الحس . وصوت أو صورة أى فرد آخر من نفس النوع قد يؤدي إلى احداث الصوت . ويعتمد نوع الصوت (إذا كان للفرز أو للتجمع) على الظروف وجنس الحشرات . وتنبيه الشعيرات الحسية مهم لاحداث صوت التنبيه للحماية في البق والخنافس .

أما العوامل الداخلية فلها كذلك أهمية كبيرة ، فذكر النشاطات تحدث صوتاً فقط عندما تكون ناضجة جنسياً ، ويتوقف الصوت بعد التزاوج . وفي حشرة *Ephippiger* يكون توقف الصوت لمدة أطول حوال ٣ - ٥ أيام . بينما ذكر صرصور الغيط *Gryllus campestris* يبنى فقط عندما يكون حاملاً للحامل المنوى Spermatophore ، وبعد التزاوج انتقال الحامل المنوى للأنثى يتوقف اصدار الصوت حتى يتكون حامل منوى جديد في كيس حوامل المنى . وتصدر إناث النشاطات أصواتاً فقط عندما تكون في حالة استجابة وربما يكون ذلك تحت تأثير هرمون حيث أن إزالة المبايض للأنثى الناضجة يؤدي إلى فقد الاستجابة أو الرغبة في الأنثى . ولكن تعود تلك الرغبة أو الاستجابة عند حقن تلك الاناث بدم انثى ناضجة (هسل ١٩٦٠) .

في حشرة *Gomphocerus* ينظم إفراز غدة كوربس ألأتم corpus allatum تلك الاستجابة .

١٧ - ٨ - ٢ التحكم العصبى في انتاج الصوت

من الطبيعى أن يكون هناك تحكم للجهاز العصبى في عملية اصدار الصوت ، حيث يرتبط الجهاز العصبى بالمضلات التى تحرك أعضاء أحدات الصوت ، ففي صرصور *Gomphocerus* وصرصور *Gryllus coompestris* (مستقيمة الأجنحة) ، يكون المنع ضرورى لحدوث الصوت من حيث التنبيه الحسى على عملية احدات الصوت فمثلا نمعد *Corpora pedunculata* بداية ونهاية الصوت ، حيث تنبه أو تثبط انتاج الصوت . ولذا فإن التنبيه الحسى يكون مرتبطاً بتحديد نوع الصوت ونقل المعلومات للجسم المركزى ، ومن خلال الجسم المركزى يترجم التنبيه إلى نبضات وسلوك ، ويعتمد التنبيه الجنسى على نوع الصوت للنوع الواحد من الحشرات حيث يمر التنبيه خلال الحبل العصبى للعقد العصبية الصدرية المتحكمه في جهاز اصدار الصوت وهى عقده الصدر الأوسط في صرصور الغيط *Gryllus* وعقدة الصدر الخلفى في صرصور *Gomphocerus* (هوبر ١٩٦٣) .

ويعتقد إيوانج وهويل (١٩٦٥) أنه يوجد مركز للفناء Song center في عقدة الصدر الأوسط في *Acheta* ترتبط نشاط العضلة وينظمه تثبيط عصبي بين فرد العضلة وغلق أو طي الجناح لاجداث الصوت .

وفي البداية تنشط العضلة خلال المحاور العصبية البطنية . ولكن عندما يزيد التنبيه فإن المحاور السريعة تبدأ في العمل . وتنقبض العضلات أقوى وتزيد شدة الصوت . وفي حالة الأصوات العنيفة فإن التنبيه يظل لمدة أطول منه في حالة المناداه في وجود الذكر الغريب . والعضلات المحركة لأجنحة صراخير الغيط لإنتاج الصوت هي نفسها المستخدمة في الطيران . ولكن يوجد اختلاف في طريقة عمل العضلات (بيرنلي وكوكش ١٩٦٦ ، إيوانج وهويل ١٩٦٥) .

الفصل الثامن عشر الاستقبال الكيماوى

CHEMORECEPTION

١٨ - ١ الاستجابة في السلوك للمستقبلات الكيماوية بالملامسة

Behavioural responses to contact chemoreception

ترتبط الاستجابة في السلوك مع الأدلة الكهروفسيولوجية التى توضح أن الحشرات لها المقدرة على التمييز بين الحلويات والملح والحمض و المواد المرة *bitter Substance* وكذلك التمييز بين مذاق المواد المرة وبعضها البعض . وقد تم عمل دراسات تفصيلية على ذبابة *Phormia* الفورميا التى تستجيب للتبعية من الشعرات الحسية بالسكر أو الماء وتميز تلك الاستجابة يكون باستطالة الممص *Proboscis* . كما تختلف هذه الاستجابة باختلاف أنواع السكريات ، وعموماً فالجلوكوزيدات *glucosides* هي أكثرها وأشدّها تنبهاً .

وعلى ذلك ففي *Calliphora* ، *Phormia* يكون الحد الحرج للتقبل *acceptance threshold* هو للسكروز والمالتوز (من السكريات الثنائية) والفركتوز والفوكوز *Fucose* والجلوكوز (من السكريات الأحادية) ، ولم تنجح بعض السكريات مجتمعة في إحداث تبعية ، بينما بعض السكريات الأخرى لها تأثير مثير ، كما وأن السكريات العديدة *polysaccharids* ليس لها تأثير منه .

وتختلف أنواع الحشرات في تقبلها للسكريات ، مثلاً الذباب الأزرق أكثر عمومية من النحل وينطبق هذا كذلك على الشعرات الحسية المختلفة في الحشرة الواحدة مثلاً وجد أن المانوز مؤثر للشعيرات القصية الداخلية الكاذبة *Interseudsatracheal* في ذبابة *Phormia* ، على الرغم من أنها لا تبعية لا تبعية الشعيرات الحسية الثلاثية *Trichoid Sensilla* . ومخلوط السكريات له تأثيرات مختلفة لأنه قد يحدث تثبيط أو تنشيط لبعضها على بعض .

وتظهر الاستجابة للماء خاصة الخالى من الأملاح . والضغط الاسموزى العالى أو وجود تحليل كهربى لمواد غير عضوية يبطئ الاستجابة بدرجات مختلفة . وتأثير التحليل الكهربائى *electrolyts* يكون متخصصاً ، فكلوريد الكالسيوم مثلاً يبطئ الاستجابة بتركيزات منخفضة عن كلوريد الصوديوم . وتنبية الشعيرات الثلاثية *Trichoid* في الفورميا بالأملاح الغير عضوية تؤدي إلى سحب الحشرة للممص *proboscis* أو توقف امتداده . وعموماً تكون الكاتيونات *Cations* فعالة أكثر إذا ما كان لها تحرك أيونى عالى . وبالتالي فإن قوة التبعية أو التثبيط تأخذ السلسلة التالية :



وبالأيونات يكون الوضع أكثر تعقيداً ومختلفاً لأحادي وثنائي التكافؤ للأيونات *Valentions* : في الصرصور الأمريكي تتبع قوة التنبيه للأيون *anions* الوضع التالي :



وقد وجد من التحليل الكهربى للمواد العضوية أن أيونات الهيدروجين تكون مهمة : ولكن يتوزع الأيون على القوة المنبهة . ويكون الحد الحرج للتنبيه أقل بسلسلة أطول .

وبالمقابل في أى سلسلة من المواد العضوية الأليفاتية ، تتناسب قوة التنبيه مع طول السلسلة ، وبالتالي مع درجة ذوبانها في أشباه الدهون *Lipoids* ، وكذلك نقطة الغليان وتناسب الضغط البخارى وتلك العلاقة ليست خطياً مستقيماً *Linear* لكل سلسلة من تلك المركبات ، ولكن يظهر كسر في طول منطقة من سلسلة معينة وهى مميزة لتلك السلسلة (١٨ - ١) وإحلال ذرات الهيدروجين في جزيء بمجموعات أخرى مختلفة مثل مجموعة هيدروكسيل أو كلوريد ، تغير قوة المنبهة بالنسبة للمركب . وقد يحدث تنبيها لاستطالة المص في ذبابة الفوروما بالهيدروكربون *hydrocarbons* والمواد الأخرى من تنبيه الألياف الراضية . ولكن اقترح سيهاردت وآخرون (١٩٦٦) أن يكون هذا التأثيرات لتنشيط التنبيه لأى من المستقبلات الأخرى . وقد وجدوا أن الكحوليات والأمينات ليس لها تأثير منشط ، ولكن وجد أن لها تأثير مثبط للتناجح من مستقبلات الملح ، والسكر ، والماء عند تركيزات معينة محدثة قدراً كاملاً للاستجابة .

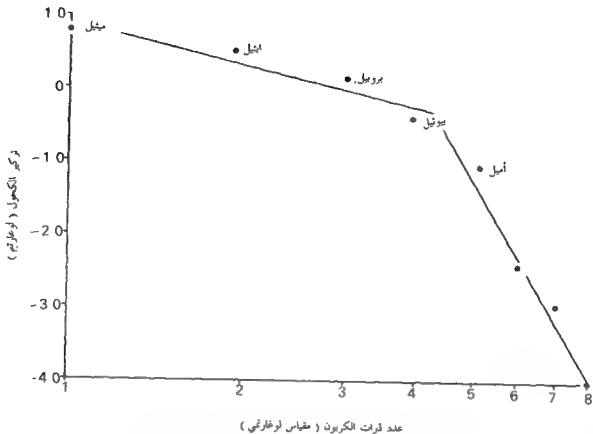
وعادة ما تكون استجابة الحشرة غير ثابتة ولكنها تختلف حسب الظروف الفسيولوجية للحشرة مثل حالة التغذية التى لها أهمية خاصة . ويكون الحد الحرج للتنبيه أقل بعد فترة تترك فيها الحشرة بدون طعام . علاوة على ذلك تختلف حساسية الأجزاء المختلفة من الجسم . وفى النحل مثلاً يكون المص أكثر حساسية من قرن الاستشعار الذى يكون بدوره أكثر حساسية من الأرجل .

وقد يحدث التكامل خلال الجهاز العصبي المركزى فذبابة الفوروما تستجيب للتركيزات المنخفضة من السكر إذا ما حدث تنبيه لرسغية بدلاً من رسغ واحد .

١٨ - ٢ فاعلية المستقبلات للكيمائيات بالملاصمة

Signification of contact chemoreception

المستقبلات الحسية للكيمائيات لها أهمية خاصة بالنسبة للتحكم في التغذية ، ففى ذبابة الفوروما مثلاً يؤدي تنبيه الرسغ بالسكر إلى استطالة المص مما يؤدي إلى تلامس الشعيرات الشفوية مع الطعام . وشعرات الشفة أكثر حساسية من شعرات الرسغ وبالتالي فهى أقدر على تمييز المادة (التى ربما تكون غير مناسبة) التى توجد بتركيز منخفض جداً لتنبيه شعيرات الرسغ ، وإذا ما كانت مناسبة فإن الفصوص الشفوية تمتد وتنبه مباشرة الشعيرات الحسية الوتدية *interpseudotracheal* معطية تأكيداً نهائياً على مدى ملائمة الطعام لها . واستمرار التنبيه العصبي مهم لاستمرار التغذية . عادة ما تستجيب حشرة ما للمواد إيجابياً في غذائها العادى ولكن ليس المهم أن يكون ذو



شكل (١٨-١): العلاقة بين عدد ذرات الكربون في الكحوليات المختلفة والتركيزات المطلوبة لأحداث رفض بواسطة ٥٠٪ من الذباب الخمر
التركيزات لكل أسفل الرسم البياني (فيبر ١٩٩٣)

قيمة غذائية للحشرة فذبابة الكاليفورنا *Calliphora* مثلاً تتقبل السيلوبوز *Cellobiose* رغم أنه ليس له أى قيمة غذائية بالنسبة لها .

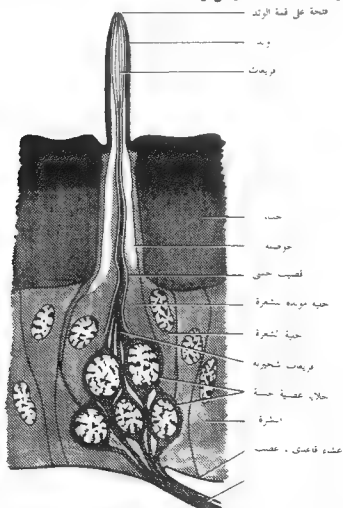
والمستقبلات الحسية للكيماويات بالملاسة قد تكون مهمة في التحكم في وضع البيض . مثلاً الجراد *Locusta* الذى يضع البيض في الرمل الرطب حيث أنه يحفر ثقباً بنهاية البطن ، يمكنه تمييز الأملاح الغير معدنية المختلفة ، في فإذا كان تركيز الملح مرتفعاً في الرمل فإن الحشرة تسحب البطن بدون وضع البيض . وكلما زاد تركيز الأملاح كلما كان المكان مرفوضاً كمكان لوضع البيض . ومستقبلات الحس الكيماوية على آلة وضع البيض مهمة كذلك في الحشرات المتطفلة .

١٨ - ٣ أعضاء الحس الكيماوية العادية Common chemical sense

تستجيب الحشرات من خلال أعضاء الحس الكيماوية للتركيزات العالية من المثبطات مثل الأمونيا وكلورين

والزيوت الضرورية لأحداث تفاعل للهروب . ومن طبيعة الحس أن الشعيرات الحسية التي بها تشعر بالوسط المحيط حيث تكون منتشرة على جميع سطح جسم الحشرة وحتى لو أذبلت جميع المستقبلات الشمية .

والمستقبلات الخاصة بتمييز المواد المهيجة غير معروفة بالتأكد ، ولكن من المفترض أنه في النطاطات مثلا تكون الشعيرات الوترية (مخروطية القاعدة رقيقة الجدار) مهمة في هذه الحالة . وهذه الشعيرات طولها حوالى ٥٠ ميكرون ، وتكون مستوية في القمة التي تمتد منها القضبان الحسية لأسفل خلال الوتد الحسى وتنتهى مباشرة أعلى من مستوى الخلايا الحسية (شكل ١٨ - ٢) ويكون القضيب الحسى مغلفاً جزئياً بالخلية المولدة للشعرة التي تكون الوتر والقضيب الحس عند الانسلاخ وتنسحب الخلية المولدة للشعرة تدريجياً من الوتد ، ويكون تحويها مملوءاً بسائل يحتوى على فقاقيع يمتد لأسفل بين الخلية المولدة للشعرة وخلية الشعرة ويتحد مع كل وتد من ١ - ٤ من الخلايا العصبية ثنائية القطب بزواياها الشجرية التي تمتد في القضيب الحسى وتمتد لقمة الوتد ، وتنتهى هذه بفتحة تصل إلى حوالى ميكرون في القطر ، وعلى ذلك في هذه النقطة تكون نهايات الفروع الشجرية معرضة للجو وتلك الشعيرات الحسية مميكة الجدار مخروطية القاعدة منتشرة على الجسم ، وقد تكون موجودة بكثرة على الملامس الشفوية وقرون الاستشعار والأرجل والجناحين .



شكل (١٨ - ٢) : رسم تخطيطى لوتد حسى مخروطى القاعدة سميت الجدار في النطاط (عن سلفر زاعميرين ١٩٥٧) .

القسم الخامس
الدم ، الهرمونات والفرمونات
The blood, hormones and pheromones

الفصل التاسع عشر

الجهاز الدوري

THE CIRCULATORY SYSTEM

تحتوي الحشرات على جهاز دوري مفتوح ويتم دوران الدم فيه عن طريق نشاط الوعاء الظهري الطولي والذي يتكون من قلب خلفي والأوطى الأمامية وعندما تنبسط عضلات القلب فإن الدم يمر إلى داخله خلال فتحات ذات صمامات بينما في حالة انقباض القلب والذي يكون من الخلف للأمام فإن الدم يُضخ من الخلف إلى الأمام ثم إلى الخارج عبر الأورطى . وهناك غشاء رقيق عضلي (حجاب حاجز) diaphragm يفصل القلب عن معظم فراغ الجسم بينما في بعض الحشرات نجد بها غشاء آخر بطني يفصل الحبل العصبي عن فراغ الجسم وهذين الغشائين هما والأعضاء النابضة المرتبطة بالزوائد يكملون عمل أو نشاط الوعاء الظهري .

ويختلف عدد مرات إنقباض القلب تبعاً لاختلاف النوع وحتى داخل النوع فإن هناك اختلافات على حسب الأطوار المختلفة وكذلك على حسب الحالة الفسيولوجية للحشرة الواحدة ، وفي بعض الأحيان يبدأ انقباض القلب من الأمام بدلاً من الخلف .

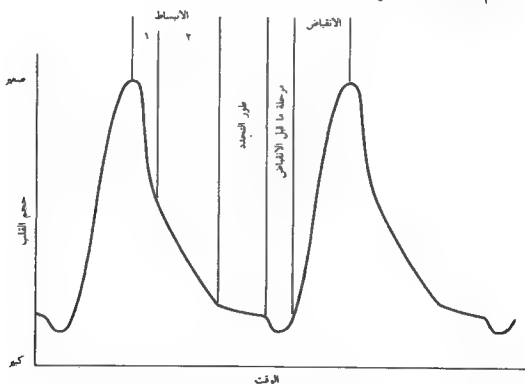
وفي بعض الحشرات يكون نشاط القلب تحت تأثير النشاط العضلي فقط myogenic ولكن في معظم الحشرات فإن هذا النشاط يكون غير معروف هل عضلي أم عصبي Neurogenic . والنشاطات الخارجية أو المرضية للحشرة قد تؤثر في عدد مرات إنقباض القلب وذلك عن طريق إفراز هورمون من غدة الكوبس كارديام ..

١٩ - ١ معدل نبض القلب Rate of heartbeat

يختلف عدد إنقباضات القلب في وحدة الزمن لاختلافات واسعة ، فهذا المعدل يكون بين ١٤ نبضة . في الدقيقة كما هو الحال في يرقة الـ *Lucnus* و ١٥٠ نبضة/دقيقة كما في حشرة *Compodea* ، وعلى وجه العموم فإن معدل نبض القلب يكون أعلى في حالة الأعمار الرقية الصغيرة عنه في الأعمار الرقية الكبيرة ، كما أنه يتوقف على العمر داخل الطور اليرقي الواحد حيث يصبح معدل نبض القلب أقل ما يمكن قبل عملية الانسلاخ مباشرة . وفي يرقة *Sphinx* فإن هذا المعدل ينخفض من ٨٠ نبضة/ق في العمر اليرقي الأول إلى أقل من ١٠ نبضة/ق في العمر اليرقي الخامس ، وقبل الانسلاخ مباشرة فإن هذا المعدل ينخفض إلى ٣٠ نبضة/ق أما في طور العنقاء فيكون ٢٢ نبضة/ق . والقلب في العنقاء الحديثة لحشرة بعوض الأنوفيليس قد يتوقف تماماً عن الانقباض في بعض الأحيان أما

في حالة العذارى المتقدمة في العمر لنفس الحشرة فلم يسجل لها أى إنقباض للقلب . ومعدل نبض القلب يكون أسرع في حالة الحشرات البالغة عنه في الحشرات الغير بالغة فقد وجد أن معدل النبض في حشرة الأنوفيليس الكاملة يكون ١٥٠ نبضة/ ق بالمقارنة بـ ١٠٠ - ١٣٠ نبضة/ ق في حالة يرقة نفس الحشرة . وهناك عوامل أخرى تؤثر في معدل نبض القلب فدرجات الحرارة العالية ونشاط الحشرة يعملان على زيادة ذلك المعدل ، بينما نجد أن الحركات العنيفة للقناة الهضمية قد تؤدي إلى تقليله أو قد تعمل بعض الأحيان على توقف نبض القلب لفترات قصيرة . وعلى وجه العموم فإن القلب يتوقف عن الانقباض في درجات الحرارة الأقل من ١ - ٥٥ م وكذلك عدد درجات الحرارة الأكثر من ٤٥ - ٥٥ م ولكن قد يكون من الملفت للنظر أن قلب الصرصور قد إستمر الانقباض بعد وضع الحشرة في حمام ثلجي .

وقد يخضع القلب للدورات إنقلاية أو إنعكاسية حيث يبدأ الانقباض من الأمام ثم يتحرك للخلف ، ويحدث ذلك على وجه الخصوص في الأعمار اليرقية المتأخرة والعذارى والحشرات الكاملة . وفي إناث بعوض الأنوفيليس فإن ٣١٪ من الانقباض تبدأ من مقدمة القلب ، وغالبا ما يكون معدل ضربات القلب منخفضا أثناء تلك الفترات الانعكاسية . وفي أثناء انعكاس ضربات القلب فإن الدم يجبر على الخروج من الفتحات الجانبية البطنية حيث سجل ذلك العالم Nutting في حشرة الحفار سنة ١٩٥١ .



شكل (١٩-١): التغيرات في حجم قطاعات القلب أثناء البضات مسجل عليها بالرسم الميكانيكي

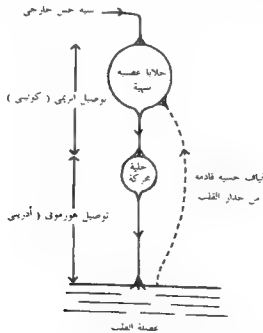
١ - المرحلة الأولى في الانقباض تكون نتيجة لمطاطية جدار القلب

٢ - المرحلة الثانية في الانقباض تكون نتيجة لانقباض العضلات الجانبية .

١٩ - ١ - ١ التحكم في نبض القلب

في بعض الأحيان لا يكون قلب الحشرات متصلا بأى أعصاب وعليه فإن إنقباضات القلب في هذه الحالات تكون إنقباضات عضلية *myogenic*، وعندما يكون هناك إمداد عصبي متصلا بالقلب فإنه يكون في هذه الحالة غير واضح ما إذا كان إنقباض القلب عضليا أم عصبيا *neurogenic*، وقد يحدث في عدد من الحشرات أن القلب يستمر في الانقباض بعد إزالة جميع التوصيلات التي تربط بينه وبين جميع أجزاء الجهاز العصبي وفي هذه الحالة فإن من المقترح أن يكون نبض القلب عضليا ولكن من المحتمل في هذه الحالات ومقرر عقد عصبية ذاتية أو حقيقية على القلب أو قريبة من كما هو الحال في الحشرات التابعة لجنس *Periplaneta*.

وقد خلص العالم Krijgsman سنة ١٩٥٢ أن عضلة القلب في الحشرات تنقبض عضليا ولكن غالبا ما يكون هناك إشارات تنبيهية العصبية، والخلايا العصبية المنبهة لها خواص كولينية *Cholinergic* وتأثيرها يكون عن طريق ألياف محركة *Motor Fibers* ذات خواص أدرينية *adrenergic Properties*. ومن جهة أخرى فإن الخلية العصبية المنبهة قد يتم تنبيهها خارجيا وتختلف الإشارات التنبيهية الخارجة منها على حسب التنبيه الحسي الداخلى إليها إما من ألياف حسية خارجية أو حتى من ألياف حسية قادمة إليها من القلب نفسه (شكل ١٩ - ٢). وعندما يكون إنقباض القلب إنقباضا عضليا حالصا (أى دون أى تدخل عصبي) فإن نشاطه قد يبدأ تحت تأثير إنقباض العضلات الجناحية كما هو الحال في يرقة الهماموش ولكن ذلك ليس قاعدة عامة في جميع الحالات لأنه وجد أن القلب يستمر في الانقباض في حالة تقطيع جميع العضلات الجناحية وقد اقترح العالم Wilde (١٩٤٧) أن القلب في الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة هو الذى يعمل على إستئثار أو تنبيه إنقباض العضلات الجناحية.



شكل (١٩ - ١): رسم تخطيطي للتحكم العصبي المحلل في ميكانيكية انقباض القلب.

ولقد وجد أن هناك مادة تفرز من غدة الكوريس كاردياكم في الميمولف وهذه المادة تعمل على زيادة سرعة ضربات القلب ، حيث أن إفراز هذه المادة يؤدي إلى إستهلاك أو بدء نشاط خلايا حول القلب والتي تصبح كبيرة في الحجم ويتكون فيها فجوات وهذه الخلايا تنتج مادة ثانية والتي تؤثر على عضلات القلب ، وقد أمكن التعرف على إفراز المادة الأولى من غدة الكوريس كاردياكم في الصرصور عند التغذية على الجلو كوز ، فعندما يتلع الحشرة الطعام فإنه يمر على خلايا حسية بالشفة مما يؤدي إلى تنبيهها حيث تخرج منها إشارات معينة إلى غدة الكوريس كاردياكم عن طريق المخ والعقدة العصبية الأمامية . وليس هناك براهين على أن هذا الدور الذي تلعبه خلايا حول القلب يعتبر ظاهرة عامة بيننا توجد بعض الأدلة التي تثبت أن المورمونات قد تؤثر مباشرة على القلب .

وانقباض القلب قد يبدأ من أى جزء من أجزائه ولكن في الأحوال الطبيعية فإن الانقباض يبدأ من الخلف ثم يستمر إلى الأمام على شكل موجة . واتجاه الانقباض في القلب قد يمكن ارجاعه إلى توزيعات ضغط الدم فإذا ما كان ضغط الدم في مقدم القلب عاليا بدرجة كبيرة فإن ذلك يعمل على إنعكاس اتجاه ضربات القلب ويؤدي هذا الاقتراح اتجاه ضربات القلب بعد استئصال جزء منه بالعرض (عرضيا) ، كما أن من المحتمل أن سيادة أو إنتشار ضربات القلب العكسية في طور المفراء يكون مرجعة إلى إنسداد الفتحات الجانبية البطنية *excurrent ostia* بواسطة الأجسام الدهنية الموجودة بوفرة في هذا الطور وكذلك بواسطة الأنسجة المتحللة الموجودة في هذا الوقت ، وفي حشرة الأنوفيليس فإن اتجاه ضربات القلب يكون مرتبطا في بعض الأحيان مع حركات التهوية في بطن الحشرة ، فإذا كانت حركات التهوية تبدأ من الخلف فإن ضربات القلب تكون أمامية أما إذا كانت تهوية البطن أمامية فإن ضربات القلب تبدأ من الخلف للأمام ، وهذه التغيرات ربما تكون تبعا لاختلافات ضغط الدم .

وهناك إقتراح بديل آخر ومفاده أن اتجاه ضربات القلب قد يتوقف على مدى توفر الأكسجين ، ففي حالة عدم توافر إمدادات كافية من هذا الغاز فإن معدل نبض القلب يقل بدرجة كبيرة مما يعطى دلالة على أن القلب يحتاج إلى إمدادات كافية من الأكسجين لكي يتمكن من العمل بصورة طبيعية . ويرقات دودة الحرير يكون القلب فيها مغذى بنظام قصبي هوائى (قصبات هوائية) في الجزء الخلفى منه أكثر من الجزء الأمامى وعلى ذلك فإن الجزء الخلفى من القلب يوصل إمدادات من الأكسجين أكثر من الجزء الأمامى مما ينتج عنه أن انقباض القلب يبدأ من الخلف إلى الأمام ، وإذا ما كانت الثغور التنفسية الخلفية منطققة أو مغلقة فينشأ عن ذلك نقص في الامداد بالأكسجين في الجزء الخلفى للقلب مما يعمل على إنعكاس اتجاه ضربات القلب حيث يكون الجزء الأمامى منه في هذه الحالة بمد كمية أكبر من الأكسجين . وفي طور المفراء فإن القلب كله يكون فقيرا في احتوائه على القصبات الهوائية وعلى ذلك فإن معدل النبض يكون قليلا كما أن اتجاه ضربات القلب يكون عكسيا ، بينا في الحشرات الكاملة فإن القلب يتصل به عدد وافر من القصبات الهوائية سواء في الجزء الأمامى منه أو في الجزء الخلفى مما يجعل معدل النبض أسرع .

الفصل العشرون

الهيمولymph

THE HAEMOLYMPH —

يتكون دم الحشرات أو الهيمولymph من سائل بلازمي تنتشر فيه خلايا ذا أنوية ، ويتواجد في الهيمولymph عدة أنواع مختلفة من الخلايا والتي يختلف عددها اختلافا ملحوظا وقد يكون منشأ هذا الاختلاف راجع إلى تغير في أعداد الخلايا الموجودة ولكن في بعض الأحيان الأخرى قد يرجع هذا الاختلاف إلى ان تلك الخلايا تلتصق بأعداد كبيرة بالأنسجة المختلفة . ووظيفة هذه الخلايا قد تكون إبتلاعية وكذلك إلتام الجروح ووربا التخزين وكذلك بعض عمليات التمثيل الغذائي الوسطية .

وقد تكون لخلايا الدم دور في تكوين الأنسجة الضامة ولكن في حالات عديدة أن يتكون النسيج الضام من خلايا أنسجة أخرى . ووظيفة هذه الأنسجة الضامة هو تدعيم وربط الأنسجة مع بعضها وفي هذا المجال فإن الجهاز القضيبي (القصبات الهوائية) ربما يلعب دور مهما في هذه العملية . ومن المحتمل أيضا أن بعض هذه الأنسجة الضامة تعمل على توجيه الافرازات من مكان إفرازها إلى المكان الذي تؤثر فيه .

وقد يختلف حجم الدم في المراحل المختلفة من دورة الحياة وذلك تبعاً للحالة الفسيولوجية للحشرة . ويحتوى السائل البلازمي على أيونات غير عضوية والذي ربما كان الصوديوم والكلوريد من أهمهم ولكن الحشرات تختلف عن الحيوانات الأخرى في أن الأيونات الأخرى ربما تكون موجودة في دمها بتركيزات عالية عن أيون الصوديوم والكلوريد . وتتواجد المواد العضوية في البلازما ففي الحشرات الراقية نجد أن الأحماض الأمينية تساهم مساهمة واضحة في الضغط الاسموزي الكلي للهيمولymph . وتكون البروتينات موجودة كذلك ويختلف تركيزها في الهيمولymph تبعاً لا اختلاف طور الحشرة وعمرها .

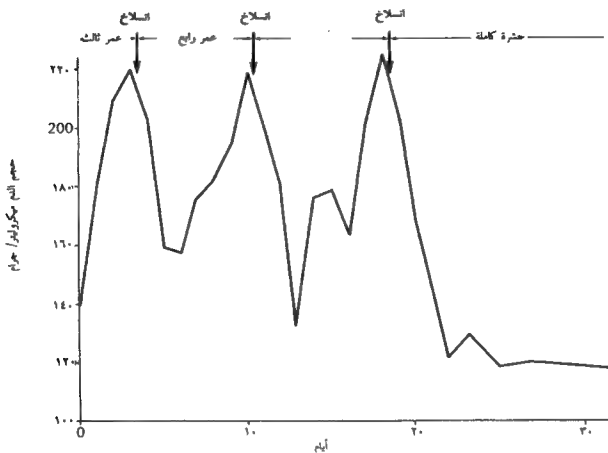
وسائل البلازما يعتبر مبدئياً كوسيلة لتوصيل المواد إلى أعضاء الجسم المختلفة ولو أنه قد يلعب دوراً أقل أهمية في عملية التنفس . كما أنه يعمل كمخزن لبعض المواد كالسكريات والبروتينات بينما الماء الموجود به يكون إحتياطياً للحفاظ على سوائل الأنسجة . والضغط الهيدروستاتيكي للهيمولymph له أهمية كبيرة في حركة اليرقات الرخوة وكذلك في التمدد بعد الانسلاخ وبعض العمليات الأخرى .

٢٠ - ١ البلازما Plasma

٢٠ - ١ - ١ حجم الدم

إن حوالي ٩٠٪ من دم الحشرات عبارة عن ماء ولكن حجم هذا الماء لا يكون ثابتاً ، فقبل الانسلاخ مباشرة

يزداد حجم الماء وذلك نظرا لقلة إفراز الماء وكذلك كنتيجة لطرد الماء من الأنسجة وبعد ذلك فإن حجم الماء في الدم يتناقص ثانية (شكل ٢٠ - وذلك نظرا لاعادة الماء ثانية إلى الأنسجة يكون ضروريا لأن حجم الدم عندما يكون كبيرا أثناء فترات نشاط الحشرة يعيق حركة الأطراف حيث أتع يعمل على إنتفاخ جسم الحشرة (Turgar pressure) .



شكل (٢٠ - ١) : التغيرات في حجم الدم أثناء دورة حياة الجراد

وهناك تغيرات قصيرة المدى تحدث في حجم الدم وهناك دورة يومية لذلك مرتبطة بمحركات التغذية في الحشرة وكذلك تبعاً لكمية البخر ، ولذا فإن الحشرات الكاملة من *Nomadacris* تحتوي على كمية قليلة من الدم أثناء إرتفاع درجة الحرارة بعد الظهر ولكن عند المساء وبعد التغذية فإن حجم الدم يزداد ويظل مرتفعاً حتى الصباح التالي .

والدم يحتوي على مواد عضوية وأخرى غير عضوية تكون ذائبة في البلازما .

٢٠ - ١ - ٢ المكونات الغير عضوية

أنيونات الكلوريد هي الأنيونات غير العضوية التي تكون متواجدة بكثرة في دم الحشرات ، وتركيز الكلوريد يكون عاليا في الحشرات عديمه التطور وكذلك في الحشرات ناقصة التطور ولكنه يكون منخفضاً في الحشرات الكاملة التطور حيث يُكوّن أقل من ١٠٪ من تركيز الضغط الأسموزي بها . والأنيونات غير العضوية الأخرى الموجودة في دم الحشرات هي الكربونات والفوسفات ولكنها تكون موجودة بكميات صغيرة والفوسفات له أهمية في بعض الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

والصوديوم هو أهم الكاتيونات الموجودة في الدم ولكن في رتبتي حرشفية وغشائية الأجنحة وبعض أفراد رتبة غمدية الأجنحة يكون الصوديوم قليلا نسبيا ويساهم بحوالي ١٠٪ فقط في تركيز الضغط الأسموزي الكلي (شكل ٢ - ٤) وتركيز البوتاسيوم المطلق يكون عادة أقل من تركيز الصوديوم حيث يساهم بنسبة ٢ - ١٠٪ من تركيز الضغط الأسموزي الكلي ولكن نسبة Na^+ / K^+ تختلف إلى حد بعيد (أنظر جدول ٤) ، ففي حشرة الـ *petrobis* فإن Na^+ / K^+ ٤٠ وفي رتب الرعاشات ومستقيمة الأجنحة وثنائية وبعض حشرات غمدية الأجنحة تكون نسبة الصوديوم إلى البوتاسيوم عالية نسبيا ولكن في الحشرات نباتية التغذية من غمدية وغشائية وحرشفية الأجنحة تكون تلك النسبة أقل بكثير وربما تكون قيمتها أقل من واحد ، ويعتقد أن مجاميع الحشرات الأخيرة قد نشأت من أسيرمات تحتوي على كميات قليلة نسبيا من الصوديوم ، وتكيف الحشرة لنسبة Na^+ / K^+ القليلة قد عمل على تقليل كمية الانتظام الضرورية لحفظ كميات كبيرة أو قليلة ثابتة في الدم . وقد أشار العالم (1954) Hoyle إلى أن مستوى البوتاسيوم في الدم يؤثر على نشاط الجراد فالمتوسط المنخفض من البوتاسيوم يعمل على رفع القدرة الكاملة للعضلات أثناء الراحة (فترة الانبساط للعضلة) وكتيجة لذلك فإن القدرة الحركية للعضلة الناتجة عن عملية التنبيه لها تكون أكبر وتزداد قدرة العضلة على الانقباض ، وعلى ذلك فإن الحشرة تقفز قفزات أكبر منها في حالة ارتفاع تركيز البوتاسيوم . وقد بين العالمان (Ellis and Hoyle, 1954) أن التغذية ترفع من مستوى البوتاسيوم في الدم مما ينتج عنه حلولث فترة هلوء واضحة بعد الوجبة الغذائية التي تتناولها الحشرة . ولكن العالم (1958) Chapman أوضح أن تركيز البوتاسيوم في الدم يتأثر أكثر عن طريق التغير في حجم الدم عنه في حالة تناول الحشرة للغذاء . وتركيز البوتاسيوم يزداد بصورة واضحة قبل عملية الانسلاخ وربما يكون ذلك السبب وراء علم النشاط الذي يحدث في هذه الفترة .

وتركيز المغنسيوم في الدم يكون غالبا مرتفعا ، وفي الحشرات آكلة النباتات يعكس ذلك إلى حد ما المستوى العالي من المغنسيوم في الغذاء حيث أنه أحد مكونات مادة الكلوروفيل ، ففي حشرات رتبة حرشفية الأجنحة فإن مستوى المغنسيوم في الدم ينخفض بصورة كبيرة عندما تتوقف اليرقات عن التغذية وذلك على الرغم من بقاء كمية محسوسة منه في الدم ، وكل الحشرات عموما تعمل على تكتيف المغنسيوم في دمها .

والكالسيوم عادة يكون أقل أهمية من العناصر المعدنية السابقة ولكنه أساسي لعملية انقباض العضلات .

وفي العديد من الحشرات يكون تركيز الأيونات متساويا إلى حد ما في كل من الطور البقي والطور البالغ وذلك على الرغم من أن الحشرات الكاملة لرتبة حرشفية الأجنحة يكون المغنسيوم بها أقل منه في حالة الطور البقي (جدول ٧) . وهناك قدر قليل من المعلومات على أي حال متوفر حاليا عن الأطوار المختلفة للحشرات كاملة التطور . وفي

جدول (٧) : التركيزات (ملل مكافئ/لتر) لمعظم الكاتيونات غير المحصورة في هيمولف جسين مختلفين من الحشرات خلال مراحل التطور . (عن فلوركين ، جيني Florida & Jeannaux عام ١٩٦٤)

الحشرة	الطور	الكاتيون			
		Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺
دودة القز <i>Bombyx</i>	اليرقة	١٥	٤٦	٢٤	١٠١
	المنزلاء*	١١	٤١	٢٤	٦٩
	المنزلاء	٢٢	٥٥	٢٩	٨٧
	الحشرة الكاملة	١٤	٣٦	١٤	٤٧
الزنبور من جس <i>Vespula</i>	اليرقة*	٢٦	٥٦	١٩	٢٤
	اليرقة	٤٨	٤١	—	—
	المنزلاء	٢٣	٦١	١١	١٩
	الحشرة الكاملة*	٩٣	١٨	٢	٣
	الحشرة الكاملة	١٥٣	٢٢	٢	١

* التقدير بواسطة باحثين مختلفين .

حشرة الـ *Vespula* فإن التركيزات تختلف إختلافا ملحوظا بين الطور المعزى عنه في الطور الكامل ، فتركيز الصوديوم يزداد بينما تركيزات العناصر الأخرى كلها تقل بدرجة ملحوظة

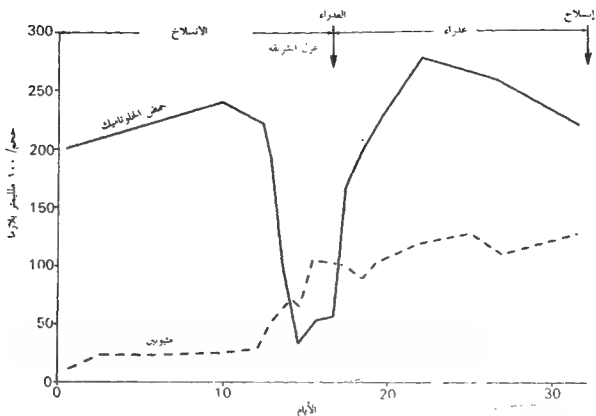
ويوجد كذلك في الدم العناصر النادرة المختلفة ومن أهمها النحاس الذي يدخل في تركيب الثيروزين والحديد الذي يوجد في السيوكروم والزنك والمنجنيز .

ومن المحتمل أن العناصر المعدنية لا تتواجد بصورة كاملة في الدم ولكنها تكون مرتبطة بصورة جزئية مع بعض المركبات العضوية المركبة . ففي *Antheraca* ليس هناك أدلة على وجود أى إرتباط للبوتاسيوم ولكن من ١٥ - ٢٠ ٪ من الكالسيوم والمغنسيوم يكون مرتبطا بالجزئيات الكبيرة .

٢٠ - ١ - ٣ المكونات العضوية

يتميز دم الحشرات بوجود تركيز عالى من الأحماض الأمينية في البلازما ، ومعظم الأحماض الأمينية المعروفة قد تم التعرف عليها في الحشرات المختلفة ولكنها تختلف إختلافا كبيرا ووصفيا واضحا من نوع لآخر وكذلك تبعا لاختلاف الطور داخل النوع الواحد ، كما وجد أن الأحماض الأمينية الموجودة في الدم تعتمد إلى حد ما على الأحماض الأمينية المتوفرة في غذاء الحشرة .

* هذه قيم تم بواسطة باحثين مختلفين



شكل (٢٠ - ٢): الصغرات في تركيز حمضين أميين أثناء تكون الشرقة وتطور في دورة الحرير . (حمض الجلوتاميك تدخل في تكوين الحرير بينما الميثيون ليس له دور في ذلك) .

وعلى وجه العموم فإن رتب الحشرات الأقل تطوراً تحتوي على عدد أقل من الأحماض الأمينية ؛ ومعظم الحشرات يحتوي الدم فيها على تركيزات عالية من الجلوتامين والذي يدخل في تخليق حمض البوريك والبرولين وكذلك حمض أو أكثر من أحماض الأرجينين-، والليسين-، والمستدين ، والأحماض الأمينية تكون ٣٥ - ٦٠٪ من التروجين الغير بروتيني الموجود في الدم .

وتركيز الأحماض الأمينية قد يختلف في المراحل المختلفة من دورة حياة ، فالتيروزين على سبيل المثال يتراكم في العادة قبل كل إنسلاخ ثم ينقص بعد الانسلاخ بصورة حادة حيث أنه يستخدم في دبغ الجلد الجديد وإكسابه اللون الداكن ، وبالمثل ففي يرقات دودة الحريرة نجد أن الأحماض الأمينية التي تدخل في تكوين خيوط الحرير مثل حمض الجلوتاميك والأسبارتيك تنقص كميتها بدرجة كبيرة أثناء غزل اليرقات للشرقة ثم تزداد مرة ثانية بعد إتمام تلك العملية ، وبعض الأحماض الأمينية التي تدخل في إنتاج الحرير مثل حمض الميثيون تزداد أثناء تكون العذارى كنتيجة لتحلل أنسجة اليرقة . وفي بقعة *Rhodnius* فإن تركيز الأحماض الأمينية في الميموليف يزداد

بعد التغذية ولكنه بعد ذلك يظل ثابتا خلال فترة الانسلاخ ، وعلى ما يبدو فإن إستهلاك الأحماض الأمينية في هذه الحشرة يتم تعويضه بواسطة المضمض البطيء والمستمر لوجبة الدم التي تناولتها الحشرة وخزنتها في أمعائها .

والمواد التروجنونية الغير بروتينية الأخرى في البلازما تتواجد على صورة مركبات نهائية تثبت للتروجين ، فعادة ما يوجد حمض اليوريك وبالإضافة إلى ذلك يوجد حمض الألاتونيك واليوريا والأمونيا . وبصرف النظر عن المركبات النهائية فإن السكريات الأمينية والبيبتيدات تكون موجودة كذلك في الدم والمركبات الأولى في بعض الأحيان تكون حوالى نصف الكربوهيدرات في الدم .

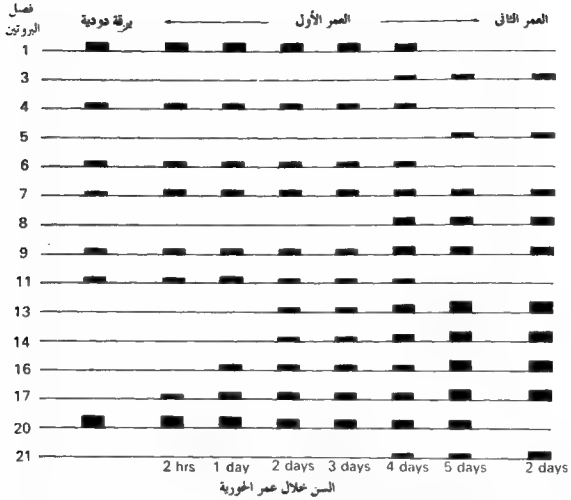
ويحتوى هيموليف الحشرات على العديد من البروتينات ، فقد تم فصل ١٩ نوعا من البروتينات من الدروسوفيلا و ٢١ نوعا من الجراد ، وهذه البروتينات لا تتواجد كلها في وقت واحد في دم الحشرة ولكنها تكون متوفرة خلال دورة حياة الحشرة ، فعلى سبيل المثال فإن حيوية من العمر الأول للجراد تخرج من البيضة ودمها يحتوى على سبعة أنواع من البروتينات المختلفة (شكل ٢٠ - ٣) وفى خلال يوم واحد أو يومين فإنه يتم تكوين بروتينات أخرى ويزداد تركيزها ولكن قبل نهاية العمر الأول لهذه الحورية فإن أربعة من البروتينات الأصلية تختفى ، وهذه البروتينات المختفية ربما تمثل المتبقى من بروتينات الملح والتي يتم إستهلاكها . وهناك بروتينات أخرى تظهر وتصل إلى قمة تركيزها أثناء فترة الانسلاخ ثم تتلاشى ثانية .

وأهمية بروتينات الدم ليست واضحة تماما في معظم الأحيان ، ففى الأعمار المبكرة ليرقات حشرة *Malacosoma* لم يتم فصل كل هذه البروتينات من الأنسجة ولكن في بداية التعذير فإن تلك البروتينات يتم مرورها إلى الأجسام الدهنية بصورة إختيارية وبلدجات مختلفة وكذلك يتم إمتصاصها في جدار القناة الهضمية الوسطية وفي عضلات القلب . وبالمثل فإنه يتم إمتصاص بروتينات الهيموليف في حشرة *Hyalophora* أثناء تطور العنقاء الأثنى بصورة إختيارية بواسطة البويضات النامية .

وعملية إمتصاص بروتينات الدم أثناء تكوين البيض وأثناء التشكل تكون تحت التحكم الهرمونى .

والبروتينات الأخرى التي لا تظهر في الأنسجة قد يتم تكسيرها لتعمل كمصدر للأحماض الأمينية التي يتم إعادة تخليق بروتينات منها في الأنسجة ، بينما قد يكون البعض الآخر منها إنزيمات . وقبل تكوين العنقاء مباشرة في ذبابة اللحم فإن إنزيم التيروزينيز يفرز من خلايا الدم إلى البلازما ، كما أن إنزيم الترباليز والإنزيمات الأخرى المحللة للكربوهيدرات وكذلك الإنزيمات المختلفة تكون موجودة في الدم ، وبعض هذه الإنزيمات ربما يتسرب إلى الدم من بعض الأنسجة المحيطة به .

والأحماض العضوية الغير أمينية قد تكون موجودة في البلازما ، فالسرات تكون موجودة بتركيز على على الرغم من الاختلاف في الكمية من نوع لآخر ، كما أن اليرقات تحتوى كميات أكبر منها عن الحشرات البالغة . وفى حشرة الدخان فإن مستوى السرات لا يتأثر بصورة كبيرة باختلاف الغذاء مما يجعل على الاعتقاد بأن هذا المركب يتم تخليقه داخل جسم الحشرة . وتركيز الفوسفات العضوية في دم الحشرات يكون عادة مرتفع كذلك ففى حشرة *Hyalophora* فإن الألفا جليسروفوسفات والفوسفوكولين خاصة يساهمان في ذلك .



شكل (٢٠ - ٤) : شكل توضيحي للفصل الكهربي بين البروتينات الموجودة في هيمولف الجراد . مدى كثافة الصبغة للبروتينات والتي تعكس تركيز البروتينات قد مقلت بمدى عرض البروتين على الرسم .

يتميز دم الحشرات بوجود تركيز عالى من التريالوز وهو سكر ثنائى غير مختزل ، والتريالوز هو مصدر من مصادر الطاقة ومن أجل ذلك فإن مستواه ينقص فى الدم نتيجة للتجوع وكذلك نتيجة لنشاط الحشرة مثل الطيران ، ولكنه يزداد فى الدم عقب التغذية لأن السكريات الأخرى تتحول إلى سكر التريالوز ، وبشد النحل عن باقى الحشرات فى أنه يحتوى على الجلوكوز والفركتوز بتركيزات عالية فى الدم .

والحشرات التى تتحمل التجمد تحتوى على الجليسرول أو بعض المركبات المشابهة له عادة وفى بعض الأحيان يكون تركيزه عالى جدا فى الدم ، فمن المعروف أن الجليسرول يساعد على حفظ الأنسجة الحية فى درجات التجمد على الرغم من عدم معرفة ميكانيكية عمله .

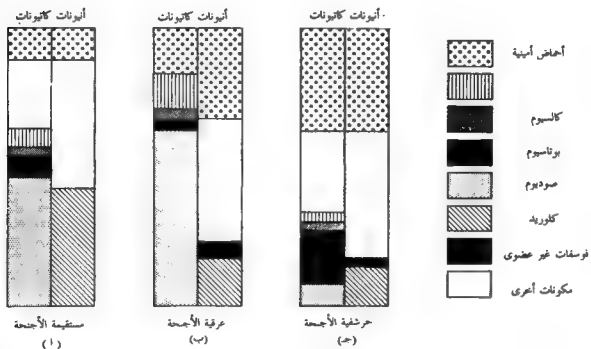
٢٠ - ١ - ٤ الاختلافات فى البلازما فى رتب الحشرات المختلفة

لقد قسم Sutcliffe سنة ١٩٦٣ بلازما الحشرات ذات التطور إلى ثلاثة مجاميع رئيسية :

١ - الصوديوم والكلوريد يكون مسئول عن معظم التركيز الامموزى (شكل ٢٠ - ١٤) وربما يكون هذا النوع هو النوع الأساسى لدم الحشرات وهو مشابه لمعظم مفصليات الأرجل وهو يمثل فى رتب الرعاشات ومستقيمة الأجنحة ، *Homoptera* ، *Plecoptera* ، *Ephemeroptera* .

٢ - الكلوريد يكون منخفض نسبيا عن الصوديوم الذى يكون ٢١ - ٤٨ ٪ من التركيز الامموزى الكلى (شكل ٢٠ - ٤ ب) ، والأمحاض الأمينية تكون موجودة أيضا بتركيزات عالية وهذا النوع يوجد فى رتب *Trichoptera* ، *Diptera* ، *Megaloptera* ، *Neuroptera* ، *Mecoptera* ، وفى معظم غمدية الأجنحة .

٣ - الأمحاض الأمينية تكون مسئولة عن حوالى ٤٠ ٪ من التركيز الامموزى الكلى شكل ٢٠ - ٤ جـ وهناك عامل كبير غير معروف ولكن العوامل الأخرى لا يكون من بينها أى عامل يمثل أكثر من ١٠ ٪ من التركيز الامموزى الكلى ، والدم فى كل من رتبى حشرغية وغشائية الأجنحة ينتمى إلى هذا النوع .



شكل (٢٠ - ٤) : لمكونات الامموزية للدم فى المجموع المختلفة للحشرات ملحة كسبة مئوية من التركيز الامموزى الكلى (كل عمود رأسى يمثل ٥٠ ٪ من التركيز الكلى) .

٢٠ - ١ - ٥ الصبغات

بصرف النظر عن يرقات الهاموش التى يوجد بها الهيموجلوبين فى صورة محلول فى البلازما فإن الصبغات التنفسية لا توجد فى دم الحشرات ، ومع ذلك فإن الدم يأخذ ألوانا مختلفة تبعا للصبغات المختلفة . واللون الشائع فى

الدم هو اللون الأخضر نظرا لوجود الانسكوفيردين insectoverdin وهي خليط من الكاروتينات والصبغات الصفراء وهذه المادة تكون موجودة في الحشرات التابعة لرتبة حرشية الأجنحة والجراد الانفرادى ولكن عند تجموع الجراد فإن هذه الصبغة تختفى نظرا لقدرة الحشرة على تخيلها وفي الجراد التجمعي فإنه يحل محل هذه الصبغة صبغة أخرى تسمى الميزوبيليفردين الزرقاء Blue mesobiliverdin . وفي دم يرقات دورة الحرير فإن الكاروتين والزانثوفيل والريوفلافين والفلافين تكون موجودة . وفي عذراء *Hyalophora* يوجد الالفافاروتين والزانثين والريوفلافين والكلوروفيل . وفي دم المن فإن توجد عادة صبغة حمراء أرجوانية بكميات كبيرة تمثل أكثر من ٢٪ من وزن الجسم الطازج وهذه الصبغات عبارة عن بروتينات أمينية تنتمي إلى قسم من الصبغات والامينات توجد فقط في أنواع تابعة لعائلة Aphididae وكذلك في جنس *Adelges* .

٢٠ - ١ - ٦ خواص البلازما

الضغط الاسموزي Osmotic Pressure : على الرغم من أنه قد يوجد تنظيم نشط لحركة الماء بين الدم وسوائل الأنسجة فإن الضغط الاسموزي يؤثر أيضا في تلك الحركة وهذا السبب فإن الضغط الاسموزي للدم له أهمية في التحكم في المحتوى المائي للخلايا ، وعلى العموم فإنه من المعتقد أن الضغط الاسموزي للدم وسوائل الأنسجة في الحشرات متشابهان إلى حد ما . وفي عديد من الحشرات فإن الضغط الاسموزي للدم يكون حوالي ٧ - ٨ ضغط جوى ولكن هذا الرقم يختلف تبعاً لا اختلاف طور النمو في الحشرة . وفي الحشرات الصحراوية فإن الضغط الاسموزي للدم يكون عالى (حوالي ١٢ ضغط جوى) .

درجة تركيز أيون الأيدروجين الشط pH : في معظم الحشرات يكون الدم فيها حامضى خفيف pH من ٦ - ٧ ولكن في البعض الآخر فإن ال pH يكون قلوئى كما في الهاموش فيكون من ٧ر٢ - ٧ر٧ ، وعادة ما يوجد لارتفاع خفيف في درجة ال pH أثناء الانسلاخ .

لا تعمل معظم الأنزيمات بكفاءة إلا في حدود ضيقه من ال pH ولذلك فإن ضبط درجة ال pH يكون مهما لعمل تلك الأنزيمات ، وأثناء النشاط العادى للحشرة فإن الدم يميل إلى الحموضة الواضحة نتيجة لانطلاق نواتج التمثيل الغذائى الحامضية بما فيها ثانى أكسيد الكربون ، وهذا الميل إلى الحموضة يتم معادلته بواسطة مواد موجودة في الدم . والقدرة التعادلية للدم على منع التغير في ال pH تكون أقل ما يمكن في الحلود الفسيولوجية الطبيعية ولكنها تزداد بصورة كبيرة في كلا جانبي تلك الحدود . ولقد اقترح العالم Levenbook سنة ١٩٥٠ أن هذا التنظيم يكون مرتبطا بالتنفس القصى ، فثانى أكسيد الكربون يمر من الأنسجة إلى القصبات الهوائية عن طريق الدم وعندما تكون الحشرة في حالة نشاط فإنه يتراكم في الدم وهذا التراكم يؤدي إلى فتح الثغور التنفسية وكذلك يؤدي إلى حدوث حركات التهوية التى تقوم بها الحشرة ولكن CO_2 ينتشر فقط ببطء من الدم إلى الحالة الغازية لعدم وجود انزيم الكاربونيك أنهيدريز الذى يساعد في اتمام هذه العملية في الحشرات . وهذا القصور في النظام ممكن أن يؤدي إلى حدوث تغيرات كبيرة في ال pH ولكن عند ما تزداد والمقدرة التعادلية للدم كنتيجة لحدوث إختلافات في ال pH من المدى الطبيعي فإن هذه التغيرات في درجة الحموضة تكون معدودة .

وفي الظروف الفسيولوجية الطبيعية تلعب البيكربونات والفوسفات دورا هاما في تنظيم الـ pH ، وفي جانب الحموضة من هذا المدى لرقم الحموضة فإن مجاميع الكربوكسيل للأحماض العضوية مثل حمض الستريك هي التي تقوم بهذا العمل . أما في حالة الجانب القلوي فإن مجاميع الأمينو في الأحماض الأمينية المختلفة هي التي تقوم بتنظيم رقم الحموضة . والبروتينات لها فعل تنظيمي لمدى واسع من درجات أرقام الحموضة .

٢٠ - ١ - ٧ وظائف البلازما

السائل البلازمي يلعب دورا مهما في نقل مختلف المواد إلى جميع أجزاء جسم الحشرة ، فالمواد الغذائية يتم حملها من القناة الهضمية والأنسجة التي تخزن فيها إلى الأماكن التي يتم تمثيلها فيها ، وكذلك يتم عن طريق البلازما نقل نواتج الاخراج من أماكن تكوينها إلى أنابيب مليمي هذا بالإضافة إلى نقل الهرمونات من الغدد الصماء إلى الأماكن التي تؤثر فيها . ليس للدم عادة أهمية كبيرة في نقل الأكسجين إلى الأنسجة لأنه يتم تغذية تلك الأنسجة مباشرة بالأكسجين من القصبات الهوائية ، وعادة فإن الدم يحتوي على ثاني أكسيد الكربون بكميات كبيرة عن الأكسجين وذلك يعكس مقدرة CO_2 الجزئية على الذوبان في الدم ، غير أن CO_2 الذائب لا يمثل أكثر من ٢٠٪ من كمية ثاني أكسيد الكربون الكلي في الدم أما الجزء الباقي فإنه يكون مرتبطا على هيئة إحدى الصور وعادة يكون مرتبطا على صورة بيكربونات ، والأكسجين يكون موجوداً في الدم في الصورة الذائبة فقط . ومقيرة الدم على ذوبان كميات كبيرة من CO_2 عن الأكسجين قد تكون لها أهمية في عملية الانطلاق الدوري لثاني أكسيد الكربون التي تحدث في بعض الحشرات (Buck, 1958) .

وتعمل البلازما كمخزن لبعض المواد على الرغم من أن ذلك يكون في بعض الأحيان لفترات قصيرة نسبيا ، فالترهالوز يخزن كمصدر للطاقة السريعة وعلى الرغم من أن الكميات المستهلكة منه يمكن تعويضها بسرعة نسبيا من الجسم الدهني إلا أن الكميات الموجودة فعلا في الدم منه تعتبر عاملا محمدا للطران في حشرة الـ *Phormia* . وكذلك تخزن الأحماض الأمينية في الدم لكي يتم تخليق البروتينات منها والتي تساهم على سبيل المثال في تكوين المخ ، كما أن التيروزين الذي يستخدم في تكوين الكيتين في الجليد تزداد كميته في الدم قبل الانسلاخ .

والمخزن المائي في الحشرة له أهميته ، وعندما يتواجد هذا الماء في البلازما فإن الحشرة تستطيع أن تحافظ على مستوى السوائل في خلاياها في حالة ما إذا كان الغذاء الذي تتناوله الحشرة جافا . كما أن الماء نفسه يعمل كهيكل هيدروستاتيكي وذلك عندما يكون الجليد رقيقا كما في حالة عديد من اليرقات حيث يعمل الماء الموجودة داخل البوق على تدعيمها . وفي أثناء الانسلاخ تعمل الخواص الهيدروستاتيكية على توسيع وتمدد الأطراف وكذلك كيس المثانة الحبيبة *Ptilin* في ذبابة الـ *Cyclarhophous* بينما نجد أن كمية السائل الموجودة في هذا الوقت يمكن أن تؤثر على الحجم النهائي للحشرة ، فحشرات *Lucilia* عندما تكون اليرقات محتواها الرطوبي عالي ينتج منها حشرات كاملة كبيرة الحجم ، كما أن حجم الأجنحة في حشرات *Oreggia* يكون كبيرا عندما تكون الحشرات الكاملة الخارجة من العنارة محتوية على حجم أكبر من الدم . وزيادة الضغط الهيدروستاتيكي نتيجة للنشاط العضلي يكون هو المسئول أيضا عن قلب بعض الأعضاء بطنا لظهر مثل عضو التذكير (آلة السفاد) في الذكور وكذلك الـ *Osmeterium* (وهي آلة دفاع لحمية ذات شوكتين تكون موجودة على الحلقة الصدرية الأولى في اليرقات التابعة لعائلة *Papilionidae*) .

والادماء أو النزيف اللاإرادي يحدث أيضا في الحشرات نتيجة للزيادة في الضغط الهيدروليكي ، وفي هذه الحالة فإن البلازما تُدفع خلال الأماكن الضعيفة أو خلال فتوات في الجلد إلى سطح الجسم ، والأنواع التي تسلك هذا السلوك يحتوى دمها عادة على مواد طاردة أو لا زعة وعلى ذلك فإن هذه العملية تعتبر نوع من أنواع الحماية الذاتية للحشرة ، ففي النطاط من جنس *Dictyohorus* يكون دم الحشرة مختلطا بالهواء وعندما يُجبر على الخروج فإن يغطي جسم الحشرة بطبقة رغوية كريهة تعمل على حماية الحشرة من أعدائها ، وفي *Timaracha* فإن الدم الأحمر يجبر على الخروج من حول القم ، وعلى العموم فإن الحشرة لا تفقد هذا الدم ولكن يتم سحب معظمه إلى داخل التجويف الدموي وذلك عندما يقل الضغط الداخلي .

الفصل الواحد والعشرون

الغدد الصماء والهرمونات

THE ENDOCRINE ORGANS AND HORMONES

تنتج الغدد الصماء هرمونات تنتقل عادة عن طريق الدم إلى الأعضاء المختلفة للجسم مؤدية إلى تنظيم نشاط الأعضاء المختلفة عن المدى الطويل ولذا فإن نظام الغدد الصماء يعتبر مكمل لعمل الجهاز العصبي .

والغدد الصماء نوعان : أولاهما الخلايا العصبية المفرزة في الجهاز العصبي المركزي وثانيهما الغدد الصماء المتخصصة . والخلايا العصبية المفرزة والتي ربما تكون عبارة عن خلايا عصبية محركة محورة وتكون إرتباط بين نظام الغدد الصماء والجهاز العصبي . وكلا النوعين السابقين ينتج هرمونات تنطلق بطريقة مباشرة أو غير مباشرة من أعضاء يتم تخزينها فيها إلى الدم ، وفي بعض الحالات الأخرى تنقل الهرمونات المنتجة من الخلايا العصبية المفرزة إلى العضو المؤثر فيه عن طريق المحور العصبي للخلية المفرزة للهرمون ، والتنبيه العصبي يؤدي عموماً إلى إنطلاق الهرمونات ، وفي بعض الحالات فإنه من المؤكد تماماً إن الهرمونات تؤثر مباشرة في أنوية خلايا العضو المؤثر فيه لذا تحدث تغيرات مباشرة مناسبة لهذا التأثير ولكن في بعض الحالات يكون تأثير الهرمون غير مباشر .

والهرمونات في بعض الحشرات كثيرة ومختلفة التأثير لدرجة أن الهرمونات التي تفرز من عضو واحد يمكن أن يكون لها تأثيرات مختلفة ، وتؤثر الهرمونات على عمليات الأنسلاخ والتطور وتكوين البيض والتغيرات في اللون وتنظيم النشاط اليومي للحشرة ، (الجزء الأول من هذا الكتاب ص ٤٠٢) .

٢١ - ١ إنتشار الهرمونات Dispersal of hormones

تنتقل الهرمونات التي تفرز بواسطة الخلايا العصبية المفرزة عبر محاور تلك الخلايا نتيجة لتدفق السيوبلازم داخل تلك المحاور أو أن هذه الهرمونات تنتقل خلال أنابيب دقيقة جداً تكون ممتدة بطول المحور العصبي للخلية العصبية المفرزة وبهذه الطريقة فإن الهرمونات قد تنقل مباشرة إلى العضو الذي سوف تؤثر فيه مباشرة أو أنه قد يتم إنتقال هذه الهرمونات في النهاية إلى الدم .

وإنتقال الهرمونات المباشر خلال محاور الخلايا العصبية يحدث في المن *Aphis* وهاتين الخليتين العصبيتين لها محاور عصبية متفرعة تمتد إلى جميع أجزاء الجسم . وبالمثل فإن محاور الخلايا العصبية المفرزة في حشرة الـ *Calliphora* وحشرات أخرى تمر من غدة الكوربس كارديا كم إلى خلايا غشاء حول القلب Pericardial Cells وتحكم الخلايا العصبية المفرزة الموجودة في المخ في غدتى الكوربس كارديا كم والكوربس ألأتم لتساعد أو تسهل عملية نقل الهرمونات عبر محاور تلك الخلايا .

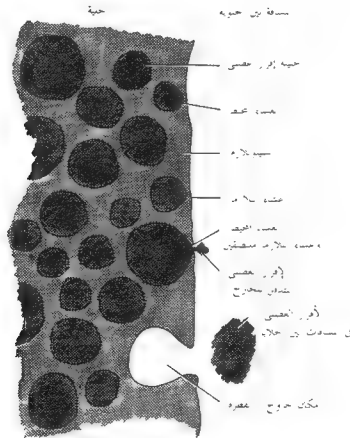
وعندما يتم إفراز الهرمونات في الدم فإنه قد يتم إحتوائها داخل أعضاء دموية عصبية خاصة أو قد لا يتم ذلك وعلى سبيل المثال فإن الكوربس كارديا كم تعمل على : إطلاق هرمون المخ وفي بعض الأحيان فإن هذا الهرمون يتم تخزينه في الغدة نفسها ، ووجود تلك الأعضاء التى تخزن الهرمونات فيها في الدم قريبا من الأورطى يسهل عملية إنتقال الهرمونات . وفي الجانب الآخر ففى حشرة *Nebria* التابعة لرتبة غمدية الأجنحة فإن بعض المحاور العصبية لخلايا المخ المفرزة تنتهى بالقرب من النهاية الخلفية للأورطى وبالتالي فإن الإفرازات في هذه الحالة يتم إنتقالها بدون أى تدخل من غدة الكوربس كارديا كم . كما أن في حالة بقعة *Rhodinus* فإن الخلايا العصبية المفرزة الموجودة في العقدة العصبية للصدر الأوسط يمر خلال محاور تلك الخلايا العصبية ثم ينطلق إلى الدم عن طريق تفرعات جانبية دقيقة متعددة لهذه المحاور ، وهذه التفرعات تكون متضخمة عند نهايتها وتنتهى بالقرب من أسفل الغلاف العصبى والذي قد يكون رقيقا في هذه الأماكن عن الأماكن الأخرى ، ووجود عدد كبير من نهايات هذه التفرعات يسهل عليه إطلاق الهرمون .

في حشرة *Calliphora* فإن المناطق التى يعتقد أن الهرمون ينطلق منها إلى الدم تشبه مناطق إنتقاء النهايات العصبية Synapses ، وهذه المناطق تحتوى على مجاميع من الحويصلات الصغيرة وكذلك مادة إلكترونية كثيفة تكون قريبة من الغشاء البلازمى وذلك في الأماكن التى يكون فيها هذا الغشاء مفصولا عن الدم بواسطة الغشاء القاعدى فقط أو في الأماكن التى تكون فيها غشاء البلازما ملاصقا لغشاء آخر من نفس نوعه خلية أخرى . والحويصلات تكون أصغر بكثير من الحبيبات العصبية المفرزة والتى تكون مرتبطة معها ، وهذه المجاميع من الحويصلات تم التعرف عليها داخل غدة الكوربس كارديا كم وكذلك على سطحها الخارجى وكذلك لو حظت في المحاور العصبية المارة بين غدتى الكوربس كارديا كم والكوربس ألأتم وكذلك في المحاور العصبية الموجودة على جدار القلب ، وقد اقترح أن بعض مناطق إطلاق الهرمونات تكون دائمة وبعضها الآخر يكون مؤقت أو مرحلى .

وميكانيكية تحرر الهرمون من هذه المواضع غير معروفة . من المعروف أن المحاور العصبية للخلايا العصبية المفرزة في بعض الحيوانات يقوم بتوصيل الاشارات العصبية ومن نفس الشئ قد ينطبق على الخلايا العصبية المفرزة في الحشرات . وقد اقترح أن وصول إشارة عصبية قد يؤدي إلى إطلاق أو تحرير الحويصلات الصغيرة المحتوية على الهرمون والتي تكون متاحة لغشاء البلازما وذلك مثلما يحدث عند إطلاق الحويصلات المحتوية على الأسيتيل كولين في التشابكات العصبية نتيجة وصول إشارة عصبية معينة خلال عصب نموذجى ، وبالإضافة إلى ذلك فإن الفعل التنبهى للإشارة العصبية في الحالة الأولى يستمر لفترة أطول عنها في لجالة الثانية وذلك مما يتيح وقت أطول لإنتقال الهرمون .

وقد أخرج الباحثان Smith and Smith سنة ١٩٦٦ أن في غدة الكوربس كارديا كم في حشرة *Carausius* يتم إنطلاق إفرازاتها العصية مباشرة من الحبيبات العصبية وهذه الحبيبات تكون محاطة بغشاء وقد افترض أن هذا الغشاء يقترب من الغشاء البلازمي للخلية ويلتحم معه حيث يتم بعد ذلك إستبعاد محتويات تلك الحبيبات إلى خارج الخلية .

وهرمونات غدة الصدر الأمامي وغدة الكوربس ألا تم تنتج من خلايا غدية ويتم إطلاقها مباشرة إلى الدم . وهناك رأى للباحث Witten سنة ١٩٦٤ وهو أن بعض الهرمونات تنتقل من الأعضاء التي تتكون فيها إلى الأعضاء التي سوف تؤثر فيها أو مكان إطلاقها في قنوات موجودة داخل غشاء السيج الضام ، فهناك على سبيل المثال قنوات في الغشاء القاعدي للغدة الحلقية ليرقات ذبابة اللحم *Sarcophaga* وهذه القنوات تتصل بقنوات أخرى في النسيج الضام مما يعمل على نقل الإفرازات من الغدة الحلقية إلى القلب مباشرة وكذلك إلى الدم وذلك في الأماكن التي تنتشر فيها تلك القنوات .



شكل (٢١ - ١) : رسم تخطيطي يوضح الطريقة التي تخرج بها قطرات الإفراز العصية خارج الخلايا (من ميث و ميث and smith عام ١٩٦٦) .

٢١ - ٢ ميكانيكية فعل الهرمونات Mode of action of hormones

لم تعرف الطريقة التي تحدث بها الهرمونات تأثيرها . ولكن لوحظ أن هرمون (الألكديسون) يتجمع بسرعة في أنويه الخلايا المسماة بخلايا البشرة ومن المحتمل أن يكون تأثير الهرمون مباشراً على الأنوية . وقد لوحظ أنه في الكروموسومات العملاقة في يرقات حرشية الأجنحة فإنه يحدث إنتفاخ مميز في جزء من هذه الكروموسومات مما يوضح زيادة نشاط جينات معينة على هذه الكروموسومات وعندما تسليخ يرقات حشرة *Chironamus* إلى عذارى فإن إنتفاخات جديدة على احد الكروموسومات تظهر وتختفي إنتفاخات أخرى . وقد وجد أن حقن الألكديسون في اليرقات بين الانسلاخات له نفس التأثير على الكروموسومات ويظهر أول انتفاخ في خلال ١٥ دقيقة من حقن الهرمون ويصل أقصى حد الانتفاخ بعد ساعتين من حقن الهرمون وبعد مدة يظهر انتفاخ آخر ثم يمر يومين أو ثلاثة أيام ويظهر نظام مميز آخر من الانتفاخات . وقد أدى ذلك إلى الاستنتاج أن التغيرات البيوكيميائية في الخلية والخاصة بوقت الانسلاخ تحدث بواسطة تنشيط مجموعة من الكروموسومات وإيقاف عمل الأخرى بواسطة الألكديسون .

وتحت الظروف العادية لا تنشط الجينات لتكوين الحامض النووي الريبوزي (RNA) لأن نشاط الجينات يثبط بواسطة عوامل تسمى مثبطات Repressor . ومن المحتمل أن تكون هذه العوامل هي البروتين المرتبط بالحامض النووي الديكس الريبوزي مقفول الأكسجين (DNA) وبالمسمى بالهستون . ووظيفة الهرمون في هذه الحالة هي تحرير الجين من هذا المثبط حتى يتم إنتاج الحامض النووي الريبوزي المرسل (mRNA) الخاص بهذا الجين والذي يمر إلى الميتوبلازم ، ويتبع ذلك تخليق البروتين وتحرير الجين من المثبط وربما يحدث هذا عن طريق الفعل المباشر للهرمون على هذا المثبط أو بطريقة غير مباشرة عن طريق تغيير نعدته للهرمون في بيئة النواه الداخلية .

ومن المحتمل أن يتم هذا التغير في البيئة عن طريقة نشاط مضخة الصوديوم والتي تتحكم في نسبة الصوديوم/ بوتاسيوم في الميتوبلازم وبالتالي يتأثر نظام الانتفاخ الذي يحدث في الجينات نتيجة لهذا التغير . ولا يرجع كل نشاط الجينات إلى الألكديسون أو إلى فعله المباشر ، حيث أن بعض الانتفاخات والتي تظهر في مرحلة متأخرة في نظام الانتفاخ الجيني المتتالي ليس لها علاقة بفترة الانسلاخات ، ونشاط هذه الجينات يعتمد على تخليق البروتين والذي على تنشيط الجينات الأولى .

ولفهم ذلك اقترح النظام التالي من الأحداث : التأثيرات .

الألكديسون ؟ — تنشيط جينات خاصة — mRNA — تخليق بروتين — ؟ — تنشيط جينات أكثر

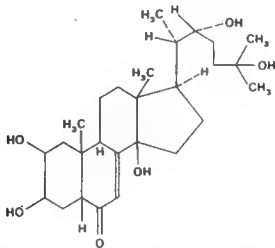
وهرمون الشباب يلعب دوره أيضا على مستوى الخلية ، ولذا فإن الكمية الموجودة منه لها أهميتها . وقد اقترح ان يلعب دوراً كيميائياً في عمليات البناء . والنظام الانزيمى في الخلية يقدم أو يتخذ نظاماً لخواص معينة يؤدي نمو أو تطور الخواص اليرقية في وجود هرمون الشباب ، كذلك يتغير أو يتخذ هذا النظام سلوكاً آخر ، في عدم وجود هرمون الشباب يؤدي إلى ظهور الصفات الخاصة ببلوغ النضج في الحشرات . وقد اقترح ويجلزورث أن هرمون الشباب ربما يكون تأثيره عن طريق عمله كمرافق انزيمى يؤدي لنشاط الانزيمات المسؤولة عن الخواص الياغية أو يعمل على التأثير بطريقة متخصصة على النفاذية مما يؤدي إلى وصول الانزيمات بطريقة ما إلى مواقع نشاطها . وربما

كطريقة بديلة للتصور السابق فإنه يعمل مباشرة على النواة مما يعدل من تأثير فعل هرمون الأكديسون . والتصور الأخير اقترح نظراً لأن حشره الماهاموش *Chironomus* أثناء انسلاخها اليرق تنشط وتنتفخ مجموعتين من الجينات سواء في مرحلة الانتقال من يرقة إلى عذراء أو من يرقة إلى يرقة ولكن في حالة الانتقال من يرقة إلى عذراء فإن يحدث إنتفاخ لمجموعة مختلفة بالإضافة إلى المجموعة السابقة وربما يكون غياب هرمون الشباب في هذه الفترة هو السبب في ذلك . وسواء عملت الهرمونات عن طريق الجينات أو عن طريق آخر فإنه غالباً إن لم يكن دائماً يحدث تخليق البروتين .

فمثلاً الأكديسون يكون البادئ في عملية تخليق انزيم دوبا ديكر بوكسيليز من مكوناته البسيطة كذلك ينشط الانزيم الذى يعمل على تخليق انزيم الفينول أكسيديز من إنزيمه الأول (Pro- enzyme) لذا تتكون الانزيمات الأساسية لعملية دبغ الكيوتيكل وفي حالات أخرى وجد أن الهرمونات تكون مسؤولة مباشرة عن تنشيط انزيمات الفوسفوريليز .

٢١ - ٣ تركيب الهرمونات Structure of hormones

يعتقد أن هرمون المخ عبارته عن ماده ليديه بينا يعتبره البعض بيتيداً (جلبرت ١٩٦٤) والافراز العصبى للفقاريات عبارة عن بوليبتيدي مع بروتين ذو حرتي كبير والذي يعمل كحامل . والأكديسون عبارته عن سترويديله التركيب التالى .



والأكديسون المستخلص من حشره دوره الحرير *Bombyx* يمكن فصله إلى ٥ مركبات كل منها له نشاط فعال كمنبه أو بادئ لعملية الانسلاخ . والحشرات غير قادرة على تخليق الاسترويدات ومن المحتمل لذلك أن يخلق الأكديسون من الكوليسترول أو من استرويدات مشابه تحصل عليها الحشرة في غذائها .

وهرمون الشباب عبارة عن دهن غير سترويدي . وهناك مركبات مختلفة تعطى نفس التأثير الذى يعطيه هرمون الشاب وأحسن ، مثال لهذه المركبات هو التريبين Farnesol . والفارنيسول يوجد في الحشرات ويبدو أنه هرمون الشباب أو يشق منه .

٢١ - ٤ - ١ الهرمونات والانسلخ

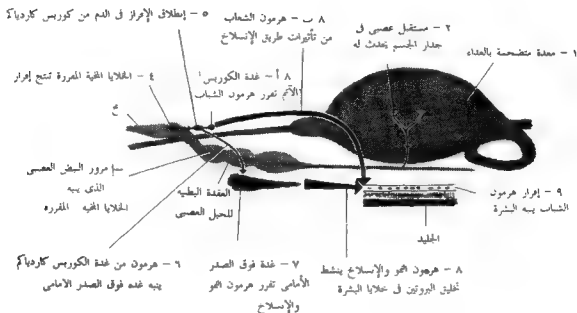
يعتبر النمو في الحشرات محدوداً بسبب الجليد الصلب والذي يجب أن يزال من وقت لآخر إذا ما كان هناك نمو . لذا فإن النمو والانسلخ عمليتان متلازمان يناقش موضوعهما سوياً . فقبل عملية الانسلخ تنشط خلايا البشرة وخلايا أخرى في أنسجة معينة مثل عضلات الاسترنات الين حلقيّة Sternal intersgmental لحشرة *Rhodnius* . فتكبر انوتها ويزيد الحامض النووي الريبوزي (RNA) في السيتوبلازم وتزيد الميتوكوندريا في الحجم والعدد . وهذه التغيرات الناتجة بينها توافق في كل الجسم بواسطة هرمون يقوم في نفس الوقت بتنشيط الخلايا لتجهيزها للإنقسام . ويعتمد انقسام الخلية المجهزة للإنقسام على بيئة الخلايا ولكن الهرمون لا يسبب انقسامها .

وكثير من الأبحاث التي أجريت في مجال الهرمونات أجريت على البقّة الماصة *Rhodnius* ومن طبيعة هذه الحشرة أنها تتناول وجبة واحدة في كل عمر من أعمارها ، وهذه الوجبة تؤدي إلى اتساع البطن وتعددها فتحدث التغيرات التي ستذكر فيما بعد وذلك بعد فترة ٦ ساعات من الوجبة ثم تنسلخ الحشرة بعد ١٥ يوماً . وتبدأ التغيرات بافراز من الخلية الخفية الوسطية المفردة ويمر ذلك الافراز إلى غدة الكوريس كلديا ثم ينطلق إلى الدم . وهذا الافراز يحث غدة الصدر الامامية على إنتاج هرمون الانسلخ ، الإكديسون ، والذي يؤدي إلى حدوث تغيرات في الخلايا المرتبطة بعملية الانسلخ . والعامل الخفي ليس له مجرد تأثير مبدئي بسيط على غدة الصدر الامامية ولكن وجوده ضروري لمدة ٢٥ - ٣ أيام ليصل نشاط الغدة مؤثراً ويحتوي على مكونات أساسية هامة لفعل الإكديسون والفترة الذي يكون فيها هرمون المخ ضروري الوجود تعرف بالفترة الحرجة - وإزالة هذا الهرمون (مثلاً بقطع رأس الحشرة) في هذه الفترة يؤدي إلى فشل عملية الانسلخ وعلى العكس إذا أزيلت الرأس بعد الفترة الحرجة فإن ذلك لا يؤدي إلى تثبيط أو فشل عملية الانسلخ . وما يحدث في الحشرة السابقة من أحداث متتالية يحدث ما يشابه عموماً في الحشرات الأخرى وفي البقّة الماصة للدماء يحدث الافراز للعامل الخفي نتيجة لاتساع البطن الذي يحدث عقب عملية التغذية - هذا الاتساع في البطن يحفز مستقبلات في جدار البطن وهذه المستقبلات تحفز الخلايا العصبية المفردة عن طريق اتصالها بالحبل العصبي . وفي نفس الوقت فإن نبضات تبلغ سرعتها ٣ نبضات/ ثانية تصل عبر العصب السابق الذكر إلى غدة الكوروبوربا كاريّا فتؤدي إلى إطلاق أو إفراز مادة إفرازية عصبية .

وفي الحشرات التي تتغذى بصورة مستمرة فإن الموقف لا يكون بنفس الصورة السابقة التي ذكرت في حشرة *Rodnius* - فمثلاً في الجراد تؤدي التغذية إلى تنبيه مستقبلات بلعوميه خاصة بجدار البلعوم مما يؤدي إلى انطلاق هرمون المخ . وهذا يحدث خلال العمر الحشري ولكن إنتاج هرمون الانسلخ لا يبدأ في ذلك الوقت وربما يرجع ذلك إلى عدم حساسية غدة الصدر الامامية كما أن هرمون المخ يمثل في عمليات التمثيل الغذائي ، وفي فتره نهاية العمر الحشري تقف الحشرة عن التغذية ولكن حركة المعى الامامية تظل مستمرة ، وهذا الاستمرار يرجع أولاً إلى خلوها من الغذاء وبعد ذلك في وقت الانسلخ تكون استمراريه الحركة ترجع إلى ابتلاع الهواء . وحيث إن هذه الحركة

تؤدي إلى الافراز المستمر للافرازات الخفية العصية ، وحيث إن في هذه الفترة لا يوجد غذاء فمثله فلا يلزم هذا الافراز لعملية التمثيل فيتراكم الافراز العصي مما يؤدي إلى بدأ عملية الانسلاخ .

ولا يعنى ما سبق أن هذه العملية التي تؤدي إلى افراز هرمون المخ ضرورية بصفة عامة في كل الحشرات وبإستثناء السمك الفضى *Thysanura* فإن الحشرات البالغة لا تتسلخ كما أن غدة الصدر الامامية تضمحل ، ففى حشره *Rhodnius* تبدأ عملية تحلل هذه الغدة خلال ٢٤ ساعة من الانسلاخ الاخير وتتحلل نهائيا خلال ٤٨ ساعة وتأخذ ببقية الحشرات فترة أطول من ذلك . وعند الانسلاخ إلى مرحلة البلوغ الحشرى فإن الغدة تستقبل منبهات هرمونية تسبب تحللها ولكن هذه التنبهات يكون لها تأثيرها إذا مرت الغدة بمرحلة أو دورة انسلاخ في غياب هرمون الشباب ، ومعنى آخر فإن الغدة نفسها يجب أن تدخل نوعاً من التشكيل .



شكل (٢١ - ٢) : رسم توجيحي للأحداث للملاحظة التي تؤدي إلى تبيس البشرة والانسلاخ في حشرة *Rhodnius* . وفي الانسلاخ الأخير للزدي إلى الطور البالغ ، يكون هرمون الشباب غاليا .

٢١ - ٤ - ٢ الشكل في الحشرات

في الحشرات التي يكون تطورها من النوع الناقص التطور *Hemimetabola* مثل العراشات والتي تتحول فيها الحوريات للانتقال من البيئة الأرضية إلى البيئة المائية والتي تؤدي فيها الانسلاخ إلى طور مشابه - كما يمكنها الدخول في تغيرات كاملة في شكل الجسم وذلك يكون أساسا في صورة اكتمال نمو الاجنحة لتعطي الحشرة الكاملة . ويعتبر ويجلسورث أن التطور المتتابع لطور اليرقة والتشكيل الاخير للحشرة البالغة نوعين متميزين من التشكل أو التميز . وهم النوع الأول في وجود هرمون الشباب عن مدار حياة الطور اليرقي وعند الانتقال من الطور اليرقي إلى الطور

الكامل يخفى هرمون الشباب والذي يعمل على بقاء الطور اليرق والتمييز في الصفات اليرقية يحدث بسرعة معينة لكي تحدث التغيرات المتتالية من الانسلاخات والمتحكم فيها بواسطة إفراز هرمون الانسلاخ ثم في وقت محدود بكمية محدودة من هرمون الإنسلاخ . ويعتبر البعض أن التطور يكون ناتجاً من الكميات التي تقل باستمرار من هرمون الشباب . وبالرغم من زيادة غدة الكوريس الآتم في الحجم خلال العمر اليرق فإن كمية الهرمونات تقل نظراً لأن معدل نمو الغدة خلال الأعمار اليرقية يتم بمعدل أبطأ من عملية نمو جسم اليرقات ويختلف التطور إلى مرحلة البلوغ عن التطور في الأطوار اليرقية من حيث أن التطور إلى مرحلة البلوغ يتم في غياب هرمون الشباب ولذا كان الاستنتاج بأن هرمون الشباب يعمل على تعديل استجابة الخلايا موضع التأثير لتفاعلها مع هرمون الانسلاخ .

وقد وضع التصور التالي - في حالة هرمون الشباب فإنه ينشط مجموعه معين من الجينات الخاصة بظهور الصفات اليرقية بينما في غيابه تنشط مجموعه أخرى من الجينات مسئولة عن ظهور الصفات للحشرة البالغة لذا فقد اقترح أن هرمون الشباب في حد ذاته ليس له تأثير مباشر .

وفي حشرات تامه التطور يكون الوضع ماثلاً عداً أن هناك تأثير وسطي لهرمون الشباب يعمل كمنشط كمجموعة ثانية من الجينات والتي تكون مسئولة عن الصفات الوراثة . ويتم الانسلاخ الأخير إلى الطور الكامل في غياب هرمون الشباب تماماً ولكن لم يعرف السبب في أن غدة الكوريس الآتم توقف إنتاجه في هذا الوقت . وعملية إنتاج وإيقاف هرمون مسباب لا تعتبر ليست مستقلة بذاتها حيث وجد تجريبياً أن الأفراز لا يتم لعدد معين من الحشرات التي يحدث فيها الانسلاخ ثم يتوقف . وتنتج غدة الكوريس الآتم في الحشرات البالغة أيضاً هرمون الشباب ولا يتوقف إنتاج هذا الهرمون إلا في الطور اليرق الأخير . وقد اقترح أن الجهاز العصبي يؤثر على الكوريس الآتم في أوقات أخرى فأن الخلايا العصبية المفردة في المخ هي التي تحث على إنتاج الهرمون .

ويعتقد نوناك (Novak) (١٩٦٦) أن هرمون الشباب لا يخفى تماماً في أي مرحلة . ولكن يحدث نمو اليرق وتظهر الصفات الوراثة عند تركيزات معينة من الهرمون تزيد عن قيمة محدودة وتدخل غدة الكوريس الآتم في دورة نمو في كل من الأعمار ونظراً لصغر حجمها النسبي أو نقص معدل نموها النسبي فإن التركيز الحرج يصل إلى قمته في نهاية كل عمر من الأعمار .

وأخيراً يصل تركيز الهرمون إلى الحد تحت الحرج ، وفي هذه الحالة يحدث التطور إلى الطور الكامل وطبقاً لهذا التصور فإن الهرمون لا يقف إنتاجه أبداً وقد وجدت تجارب تؤيد هذا الاتجاه .

فإذا أزيلت غدة الكوريس الآتم أثناء المرحلة الحرجة لا يقف إفراز هرمون الشباب فإن الحشرات تدخل في تطور مبكراً Precocious Metamorphosis في الانسلاخ التالي . ويتوقف الشكل الناتج من الحشرات الكاملة على مدى تجهيز الأنسجة في مرحلة الغدة فتتأثر الأجهزة التناسلية تنمو نمواً عادياً وفي حشرة *Rhodinus* فإن الأجنحة لا تتكون في الحشرات البالغة والمتطورة نتيجة لإزالة الغدة لأن الخلايا المكونة للأجنحة تكون من القلة بحيث لا تنتج أجنحة في الحشرة البالغة . ويختلف مقدرة والأعضاء الأخرى على مقدرة تشكيلها وتركيبها في الطور الكامل الميكرو .

التمثيل الغذائي Metabolism : غالبا ما يكون فعل الهرمونات مصحوبا بزيادة في إستهلاك الأكسجين وذلك تبعاً للزيادة في عمليات التخليق . وفي بعض الحالات قد يكون تلك الزيادة في إستهلاك الأكسجين راجعة إلى التأثير المباشر على عمليات الأكسدة الفوسفورية . وهورمون غدة الكوريس الأتم عادة يكون له تأثير تنبيهي (تخفيري) لعمليات التمثيل الغذائي الأساسية ، ففي خنافس *Leptinotarsa* عند إستئصال هذه الغدة يؤدي ذلك إلى تحلل الاجسام العضلية *Sarcosomes* في عضلات الطيران . ومن المتقدمة كذلك أن تأثير هورمون الانسلاخ قد ينبه التمثيل لبعض الغذاء للبروتيني . ففي حالة *Calliphora* والطور اليرقي لخنافس *Tenebrio* يكون هناك زيادة في نشاط الانزيمات المحللة للبروتينات في المعى الأوسط . التغذية وإنتاج الانزيمات يتأثرا مباشرة بهورمون يفرز من الخلايا العصبية المفرزة الوسيطة الموجودة في المخ ، وهذا الهرمون يتم إنطلاقه عند تناول الحشرة للغذاء البروتيني ويكون تأثيره هو المساعدة في زيادة هضم تلك البروتينات ومن ثم عمليات التمثيل الغذائي للبروتينات .

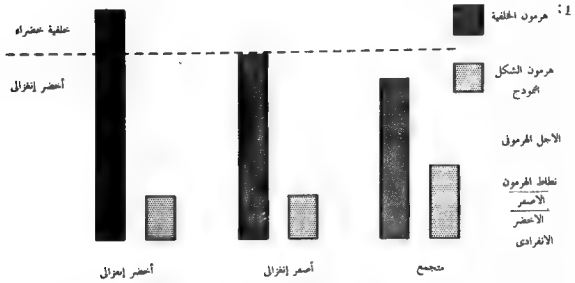
في الجراد فإن هناك هورمون يفرز من الخلايا العصبية المفرزة في المخ يتم إنطلاقه عن طريق غدة الكوريس كاردياكم ، وهذا الهرمون يتحكم في مستوى البروتينات في دم الحشرة ، وفي حالة وجود الهرمون فإنه يتم تخليق البروتينات من الأحماض الأمينية الموجودة في الدم مما يتبعه زيادة تركيز البروتينات في الدم . أما في حالة غياب الهرمون فإن تركيز البروتينات في الدم ينخفض . وقد أشار العالمان *Clarke and Gillett* سنة ١٩٦٧ إلى أنه يحدث تخليق لبعض البروتينات في الجراد من جنس *Locusta* وذلك حتى في غياب الهرمونات وقد اقترح الباحثان أن الجينات المسؤولة عن التحكم في تخليق البروتينات تكون نشطة عادة على الرغم من الفعل التنشيطي عليها الناتج من نواتج التمثيل الغذائي لها ، وانطلاق الهرمون من غدة الكوريس كاردياكم يعمل على منع هذا التأثير التنشيطي وعلى ذلك فإن معدل تخليق البروتينات يكون أعلى في هذه الحالة .

اللون وتغيره Colour and colour change : يكون لون حوريات الجراد الانفرادية أصفر أو أخضر مع وجود أعداد قليلة من ذات النمط المركب بالنسبة للون ، أما الحوريات التجمعية فإن التلون فيها يكون مركب أى تكون ذات لون أصفر مع وجود اللون الأسود في نفس الوقت . وقد اقترح أن اللون في الجراد يتم التحكم فيه عن طريق هورمونين أحدهما يكون مسؤولا عن خلفية اللون ، فعندما يكون تركيز هذا الهرمون عالى فإنه ينتج لون أخضر أما عندما يكون تركيزه منخفضا فإن لون الحشرة يكون أصفرا ، أما الهرمون الآخر فإنه يكون مسؤول عن الانماط في الحشرات حيث أن كمية الصبغة السوداء في الحشرة تزداد بزيادة تركيز هذا الهرمون . وعلى ذلك فإن النوع الانفرادي من الحشرات عندما يكون لونه أخضر ينتج عندما يكون تركيز الهرمون المسؤول عن خلفه اللون عاليا وتركيز الهرمون المسؤول عن النمط منخفضا ، أما النوع التجمعي من الحشرات فهو يتكون عندما يكون تركيز الهرمون الأول منخفضا وتركيز الهرمون الثاني عاليا .

ولقد أتضح أن غدتى الكوريس الأتم والصدر الأمامية هما المسؤولتين عن هذه الاختلافات اللونية ، وعلى سبيل المثال فإن إستئصال جزء من غدة الصدر الأمامي من حوريات الجراد الخضراء اللون في العمر الرابع الانفرادية قد أدى بترك الحوريات عندما انسلخت إلى العمر الخامس إلى أن يكون بها مناطق كثيرة ذات لون أسود مع وجود

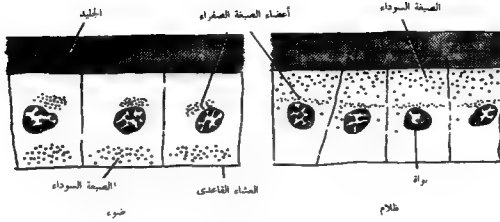
خلفية صفراء كرمية ، وذلك مما يدفع إلى الاعتقاد أن غدة الصلر الأمامي تتحكم في تمثيل الصبغات ، كما تضبط كذلك تغيرات اللون مع الهرمون الآخر المقترح سابقا .

وتظهر الحشرات الأخرى اختلافات يبيقة ، فحل سبيل المثال فإن يرقات *Acrida* (من مستقيمة الأجنحة) تكون خضراء في الأماكن ذات الرطوبة العالية بينما يكون لونها بني في الأجواء الجافة ، وهذه التغيرات يتم التحكم فيها بواسطة غدة الكوريس الأمامي .



شكل (٢١ - ٣) : التركيزات المقترحة من الهرمون التي تتحكم في اللون في الأنواع المختلفة من يرقات الجراد (عن فيكرسون ١٩٥٩) .

والتغير الفسيولوجي للون الحشرة قد يرجع أيضا للنشاط الهرموني ، فالأفراد البنية اللون لحشرات العنكبوتية (*Carausis*) يتحول لونها إلى الأسود أثناء الليل وتستعيد اللون البني ثانية في ضوء النهار ، والتغير في اللون يحدث نتيجة لحركات حبيبات الصبغة في خلايا البشرة وبخاصة من حركة الحبيبات الكبيرة التي تكون سوداء بنية اللون ، ففي الضوء تتركز هذه الحبيبات في الأجزاء السلفية للخلايا أما أثناء الظلام فإنها تتحرك قريبا من سطح الخلايا وتكون فوق الصبغات الصفراء البرتقالية في وسط العصية المفرزة في المح الثالث (*Tritocerebrum*) والتي تمر إلى الخلف عبر الحبل العصبي ليتم إطلاقها في الميمولف ، ومعظم هذه الإفرازات يتم إطلاقها من العقدة العصبية تحت مريئية . والكوريس كارديا كم أيضا تطلق مادة تسبب إنتقال الصبغات المتوسطة وذلك أثناء تطور تلك الصبغات المتوسطة ، وهذه المادة قد تكون مشتقة من إفراز المخ (شكل ٢١ - ٣) .

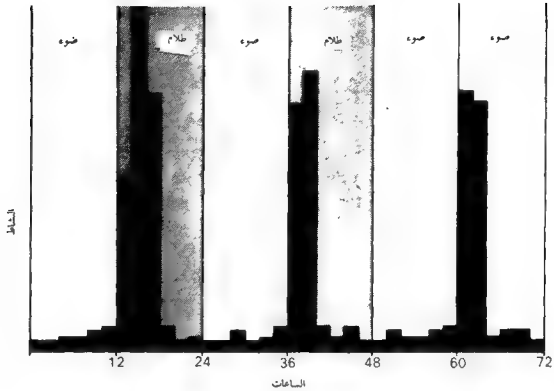


شكل (٢١ - ٤) : رسم توضيحي بين صبة الأعضاء الصفراء والسوداء في البشرة لحفرة في الضوء والظلام

النشاط العصبي والسلوك Nervous activity and behaviour : توجد بعض البراهين على أن الهرمونات تؤثر في مستوى النبضات العصبية التلقائية للجهاز العصبي المركزي وهذه النبضات تستمر في الخلو في الحبل العصبي للصرصار عندما يتم فصله من الحشرة ، ولكن إستئصال الكوريس كاردياكم قد عمل على تقليل هذا النشاط . وعند إستئصال هذه الغدة من الحشرة الكاملة تنتج عن ذلك قلة إنتظام أو تناسق الحشرة حيث أن الحشرة أصبحت تتحرك حركة واحدة بصفة مستمرة كأن تلف حول نفسها باستمرار ، وبالمثل فإن قدرة إناث الصراصير على استقبال المؤثرات ربما يتم التحكم فيها بواسطة الخلايا العصبية للمخ حيث أن إفرازاتها من المفترض أنها تؤثر عن طريق الجهاز العصبي .

ومن جهة أخرى فقد وجد أن إستئصال الغدة من الجراد قد عمل على تقليل نشاط الحشرة ، ومن المحتمل أن غدة الكوريس الأيمن عادة تنظم نشاط الجهاز العصبي وعلى ذلك فإن مختلف مظاهر السلوك في الحشرة تتأثر بنزع هذه الغدة ، وقد أقترح بعض الباحثين أن عدم النشاط النسي في الجراد الانفرادي قد يكون سببه نشاط هورموني ، فهورمون الانسلاخ يعمل على زيادة النبضات العصبية اللاإرادية في الجهاز العصبي المركزي ، ولكنه يقلل تلك النبضات فإنها تعمل على تقليل نشاط الحشرة ، وذلك يؤيد الاقتراح الذي يقول أن الاختلافات الرئيسية بين المظهر التجمعي والمظهر الانفرادي ترجع إلى الاختلافات في الطريقة التي يتم بها إستقبال الإشارات العصبية في الجهاز العصبي المركزي وذلك كنتيجة لاختلاف التوازن الهورموني . والتوازن الهورموني نفسه يتأثر بواسطة أعضاء حسية حيث تزود مراكز معينة بالمخ بالملومات المطلوبة للحفاظ على مستوى الهورمون عند حد معين .

النشاط اليومي وإيقاعاته Diurnal rhythms of activity : هناك العديد من الحشرات يكون لها أنماط متكررة من النشاط المؤقت ، ومن أجل ذلك فإن الجراد الصحراوي يكون نشط أثناء النهار ، وفي الغالب تكون الحشرات عديمة النشاط في الليل ، بينما نجد أن العكس يحدث في عديد من الحشرات حيث يكون نشاط الطيران فيها ليلى ، فالصراصير تكون نشطة بمجرد حلول الظلام ولكن المنبه الذي يعمل على بدء نشاط حشره ليس فقط مجرد التغير من الضوء إلى الظلام وذلك لأن قد وجد أن تظهر زيادة في نشاطها قبل حلول الظلام مباشرة .



شكل (٢١ - ٥) : نشاط الصرصور الناتج من البديل من الضوء أو الظلام ثم الاستمرار في الضوء (هاركر ١٩٩٠) .

وفي بعض الحشرات مثل الجراد فإن نشاطها الدوري يختفى إذا وضعت الحشرة تحت ظروف ثابتة من الضوء أو الاظلام ، فهذا النشاط الدوري يتم التحكم فيه مباشرة بواسطة عوامل بيئية خارجية . وفي بعض الحالات الأخرى كما في الصراصير فإن إيقاعات النشاط تستمر حتى وضعها تحت ظروف بيئية ثابتة ، وفي هذه الحالة فإن التحكم في النشاط يكون داخل حيث يكون هناك تغير فجائي في العادة في نشاط الحشرة الذي يحدث كل حوالي ٢٤ ساعة ، وفي هذه الحالة يتكون في الحقيقة نتيجة للتداخل بين العوامل الخارجية والعوامل الداخلية (شكل ٢١ - ٥) .

وتوقيت النشاط في الحشرات داخلية الإيقاع يحدد ميدانيا بواسطة العوامل البيئية في البعوض . وحشرات الدروسوفيل لها إيقاع معين عند خروجها من العذارى حيث أنه في هذه الحالة يكون وميض من الضوء ١٠٠٥ ر من الثانية كافى ليلعب دورا هاما في المحافظة على إستقرار الحالة الموجودة عليها الحشرة عند تنبئها بواسطة الضوء .

وعند ثبات ظروف الضوء فإن تغير درجة الحرارة يحدد المظهر الذي توجد عليه الحشرة سواء اكان نشاط أو عدم نشاط ، ومن المفترض أنه تحت ظروف الحقل فإن الحرارة والضوء وعوامل أخرى تتداخل في هذه العملية .

وهناك جدل مثار حول الميكانيكية التي يتم عن طريقها التنظيم الدائم لنشاط الحشرة ، فهناك آراء ظهرت مبكراً مفادها - أنه يوجد نظام توقيتى يكمن في الخلايا العصبية المفردة ويتم لإرسال أو إنتقال إشارات هذا النظام إلى جميع

إجزاء الجسم بواسطة الهرمونات ، ولكن البحوث الحديثة أثبتت أنه توجد أعصاب في الفصوص البصرية Optic lobes تلعب دورا مهما في هذه العملية وأن الاشارات أو التعليقات التي تحدد نشاط الحشرة يتم نقلها إلكترونيا عن طريق الجهاز العصبي .

ويعتبر العالم Crobet سنة ١٩٦٦ أن التنظيم لايقاعات نشاط الحشرة ما هي إلا عملية تأقلم للظروف الخارجية حيث أن العوامل الطبيعية للبيئة يمكن تنبؤها أو توقعها ، وتظل تلك العوامل مناسبة لفترات طويلة كل يوم ، وعند إقتصار نشاط الحشرة على فترات معينة من اليوم فإن الايقاع يقلل تنافس العوامل الداخلية المستولة عن التنظيم ، وعند الاعتماد عن خط الاستواء على أى حال فإن القدرة على التنبؤ بالجو تكون أقل وبالتالي فإن الظروف الجوية في هذه الحالة من المفترض أن يكون تأثيرها محدود في نشاط الحشرة ، وهنا فإن ضرورة الاستفادة القصوى من فترات الظروف الجوية المناسبة يمكن أن تنتهزها الحشرة وعموما فإن التنظيم الداخلى لنشاط الحشرة يكون قليل الحدوث في هذه الحالة .

٢١ - ٤ - ٤ الهرمونات الجنسية

ليس هناك أدلة على ان الأعضاء التناسلية في الحشرات تنتج الهرمونات التي تؤثر في تحديد الصفات الثانوية ، ولكن هناك عدد قليل من الحالات التي يبدو فيها أن الهرمونات المفزة من الأعضاء التناسلية تؤثر في السلوك وبعض العمليات الفسيولوجية للحشرة ، فعلى سبيل المثال نزع المبيض من أنثى النطاط يؤدي إلى عدم مقدرة تلك الأنثى على الاستجابة لمغازلة الذكر ولكن عند حقن نفس الأنثى بدم أنثى عادية فإنها تستعيد تلك القدرة على الاستجابة لمغازلة الذكر ، وقد افترض ان هناك عامل معين في الدم يفرز بواسطة المبيض وهذا العامل هو المستول عن تلك الاستجابة . وسلوك ذكور النطاطات لا يتأثر على أى حال بعد خصيها .

وهناك أدلة على وجود هورمون جنس في عدد من الحشرات يتحكم في غدة الكوربس الآتم ويأق هذا الهرمون من البويضات الناضجة في حشرات *Iphita* أما في *Leucophaea* فإن مصدره هو الـ *Ootheca* ، وفي كلا الحالتين فإن التأثير الغير مباشر لهذا الهرمون على الكوربس الآتم يؤدي تثبيط عملية تكوين البويضات .

٢١ - ٤ - ٥ الهرمونات في الأجنحة

في حشرات الـ *Locustana* يتم التحكم في الانسلاخ الجنين نفس الطريقة التي تحدث في الانسلاخ العادي بواسطة الخلايا العصبية المفزة وغدة الصدر الأمامي ، ولكن يحدث إنقسام خلوى نشط في البشرة مثل الكشف الكامل لغدة الصدر الأمامي ولهذا فإن العالم Jones سنة ١٩٥٦ قد اقترح أن هورمون غدة الصدر الأمامي مسؤولة فقط عن سحب أو تخليص البشرة من الخلية ولكن وجود الهرمون ضروري لا تمام عمليات التطور وتكشف الخلايا ، ونفس هذا الهرمون في ذات الأقدام الجانبية *Pleuropodia* تعمل على افراز انزيمات المسؤولة عن هضم الطبقة المصلية *Serous* قبل الخروج من البيض . وفي اجنه الصراصير فإن الخلايا العصبية المفزة تبدأ في الظهور المنخ قبل خروج الجنين من البيضة بحوالى ١٢ يوم مما يترتب عليه تراكم الافرازات في تلك الخلايا في مبدا الأمر ،

بعد ذلك يتم نقلها قبل خروج الجنين . وتم دورة مشابهة لتلك العملية في غدة الكوربس كاردياكم ، أما في غدة الكوربس الآتم فإن تراكم الافرازات العصبية فيها يكون في ذروته عند خروج الجنين من البيض ، ثم يبدأ بعد ذلك في التناقص في اليرقة حديثة الفقس . إذاً فهناك طور من الافراز العصبي قبل خروج الجنين مما حدا إلى اقتراح بوجود بعض التشابه بين عملية الخروج من البيضة وعملية الانسلاخ .

٢١ - ٥ برغوث الأرنب والهرمونات The rabbit flea and hormones

لا تنضج مبايض براغيث الأرانب *pilopsylls* إلا في حالة تغذية الحشرة على أنثى الأرانب الحوامل أو من حالة التغذية على الأرانب الصغيرة التي يقل عمرها عن أسبوع ، أما في حالة تغذية الحشرة على أرنب في أعمار أخرى غير المذكورة سابقاً إن مبايض الاناث لا تنمو ، وهذا التأثير يرجع إلى عدة هرمونات تنتج بواسطة العائل أثناء الحمل وتؤثر في البرغوث ، وأهم الهرمونات هي الكورتيكوستيرويدات (Cortecosteroids) والتي تفرز من الغدة الكظرية وتدل على زيادة معدل التغذية . ويتأثر ذكر البرغوث كذلك على الرغم من أن الاسيرمات لا يتم التحكم فيها بواسطة هورمونات العائل .

ولا تميل البراغيث إلى التجمع على أنثى الأرانب الحوامل ولا تنفصل عنها إلى عائل آخر ولكن بعد عدة ساعات من ولادة الأرانب الصغيرة فإن البراغيث تصبح نشطة وتنقل إلى تلك الأرانب حديثة الولادة ، وربما يرجع ذلك إلى تغيرات تحدث في التوازن الهرموني لأنثى العائل . وتتغذى البراغيث على الأرانب الصغيرة والتي تحتوي على تركيز عالي من الكورتيكوستيرون (Corecosterone) في الدم ، وتتزوج الطفيليات وتضع البيض على الأرانب الصغيرة والتي تكون ملوثة بدم الآباء من البراغيث . وهذا الدم يعتبر مصدر هام للغذاء بالنسبة لليرقات وعندما يقل تركيز الهرمون في العائل فإن البراغيث يتوقف عن وضع البيض وتنكمش المبايض حتى يجد الطفيل عائل آخر مناسب (أنثى أرنب حامل) .

واقترح العالم Mead- Briggs سنة ١٩٦٤ أن هورمونات الأرانب تؤدي إلى إفراز هرمون من الخلايا العصبية المفرزة في مخ البرغوث ، وذلك الهورمون ينشط الكوربس الآتم وبالتالي ترسيب الملح في البويضات ، بينما يكون هناك في نفس الوقت نشاط انزيمي مما يؤدي إلى وجود مواد غذائية وسطية والتي تكون لازمة لعملية تكوين البيض (Vitellogenesis) .

الفصل الثاني والعشرون

السكون

DIAPAUSE

إن من أهم وظائف الهرمونات هو التحكم في التشكل في الحشرات ، وعد تأخر الحشرة في إنتاج هذه الهرمونات فإنه ينتج عن ذلك تأخير في تطور هذه الحشرة ، وأثناء هذا التأخير فإن الحشرة أو جهازها التناسلي يظل ساكنا ، وهو النوع من السكون الذى يسمى Diapause ، وهو عبارة عن عملية تأقلم والتي تساعد الحشرة على احتمال الظروف المعاكسة لها بصورة منتظمة .

والسكون في الحشرات عملية شائعة الحدوث في المناطق المعتدلة ، وقد يحدث السكون بصورة إجبارية في جميع أجيال الحشرة أو قد يحدث فقط كاستجابة للإشارات البيئية التي تسبق قدوم الظروف البيئية المعاكسة . وعادة ما يكون السكون مقصورا على طور واحد في دورة الحياة ، ولكن من الشائع أن الطور الذى يسبق الطور الذى يحدث فيه السكون هو الذى يتلقى الإشارات البيئية التي تعمل على بدء التأخير في التطور ، وكنتيجة لذلك فإن الحشرة تكون مستعدة لزيادة عزونها من المواد الغذائية وتصبح ساكنة قبل أن تصبح الظروف غير مناسبة لها . ولطول النهار أهمية خاصة كدلالة لموسم السكون ، وفي معظم الحشرات التي تعيش في المناطق المعتدلة فإنه يمكن إحداث السكون فيها عن طريق التعرض للنهار القصير .

ويكون معدل التمثيل قليل جداً أثناء فترة السكون ، وقد يحدث بعض التغيرات البيوكيماوية ، وهذه التغيرات غير مألوفة في بعض الحشرات ، أما في الحشرات التي تحدث فيها تلك التغيرات فيكون ذلك تحت درجات الحرارة المنخفضة وهي تؤدي في النهاية إلى إعادة تنشيط بعض الأنظمة في جسم الحشرة مما يؤدي إلى استئناف الحشرة لنموها ، وفي فراشة دودة الحرير يكون تأخير تطور الحشرة ناتجا عن افورمون المسبب للسكون .

٢٢ - ١ السكون وأهميته Diapause and its significance

السكون هو تأخير في تطور الحشرة ، وبالرغم من أن تأثيره في العادة هو تسهيل أو المساعدة في بقاء الحشرة أثناء فترات غير ملائمة ، فإنه لا يمكن إرجاعه مباشرة للظروف البيئية الغير ملائمة (المعاكسة) . والسكون هو ظاهرة تأقلمية ويمكن مقاومتها (منع حدوثه) بالهجرة إلى خارج المكان ، وهو يساعد الحشرة على العيشة في المناطق وأثناء الفترات الغير مناسبة لها . وفي النوع الواحد قد يحدث السكون والهجرة معا في نفس الوقت كما في حشرة *Coccinella* والتي تهجر في فصل الشتاء قبل دخولها في طور السكون ، لذا فإن السكون قد يختلف عن السبات Quiescence وهو عبارة عن حالة من تأخير تطور الحشرة والتي تعزى مباشرة إلى الظروف البيئية .

وفي المناطق المعتدلة يكون لطور السكون علاقة ببقاء الحشرة أثناء فصول الشتاء الباردة عندما يكون نمو الحشرة

العادى غير ممكن ، أما في المناطق الاستوائية فإن السكون يساعد على بقاء الحشرة أثناء الفصول الجافة والتي تتميز بنقص الرطوبة والغذاء .

فالسكون إذن يؤدي إلى حلول التزامن بين الأطوار النشطة للحشرة وبين الظروف الجوية الملائمة لها من درجة حرارة وغذاء . وإذا لم يحدث هذا السكون واستبدله الحشرة بنوع من السبات (quiescence) فقط لمساعدتها على البقاء فإن أعداد كبيرة من الحشرة تهلك أو حتى ربما تموت جميع الحشرات ، وعلى سبيل المثال فإن النشاطات البريطانية تقضى فصل الشتاء على صورة بيض في حالة من السكون ، ويوضع البيض ابتداء من شهر أغسطس حتى شهر أكتوبر ثم يدفن في التربة حيث يعمل ذلك على حمايته من درجة الحرارة المنخفضة وكذلك من فقد الرطوبة ، وعندما تخرج اليرقات في شهر مايو أو يولييه التالي تكون هناك كمية وافرة من الأعشاب وتكون درجة الحرارة ملائمة لنشاط ونمو الحشرة ، وفي حالة غياب طور السكون فإن بعض البيض قد يفقس في الخريف ولكن هذا العقس يتعرض إلى درجة حرارة أقل بكثير من درجة الحرارة اللازمة لنشاطه العادى مما يؤدي إلى موته .

ويؤدي السكون كذلك إلى خروج الحشرات الكاملة في وقت واحد مما يعمل على تحسين أو زيادة فرصة تلاقى الذكر والأنثى ، وحدث الزواج ، وهذه العملية تكون ضرورية خاصة في الحشرات التي تعيش لفترات طويلة مثل حشرة *Anax* ، فمما طور اليرق لهذه الحشرة عادة ما يأخذ فترة تستمر لمدة عامين متتاليين (صيفين) ، وأثناء هذه الفترة تختلف المعدلات الفردية للنمو ، ومن أجل ذلك فإنه في أى وقت يكون هناك اختلافات كبيرة بين أحجام اليرقات كما هو مبين في شكل ٢٢ - ١ ، وهذا ربما يؤدي إلى خروج الحشرات الكاملة في فترة زمنية طويلة ، ولكننا نجد أن أى يرقة تصل إلى عمرها الأخير بعد شهر مايو لا تشكل مباشرة ولكنها بدلا من ذلك تظل في حالة سكون حتى شهر إبريل التالي ، وعلى ذلك فإن اليرقات التي تدخل في مرحلة العمر اليرقى الأخير ما بين شهرى يوليو وسبتمبر تخرج جميعها كحشرات كاملة في وقت واحد .



شكل (٢٢ - ١) : دورة حياة حشرة *Anax imperator* يمدو بما لدى البالغ الاتساع لأحجام اليرقات التي تتواجد في أى وقت . وبالرغم من هذا فإن خروج الحشرة البالغة مجدد بفترة قصيرة سبب السكون في الطور اليرقى . أفراد قليلة تدخل في العمر اليرقى الأخير مبكرا خلال الموسم ولذا فهي تنمو دون أى سكون .

٢٢ - ٢ حدوث السكون Occurrence of diapause

معظم الحشرات التي تعيش في المناطق المعتدلة (حيث تكون درجة الحرارة في الشتاء أقل من الحد اللازم للنمو) قد تدخل في حالة من السكون في أحد المراحل من دورة حياتها ، ولكن حدوث السكون في الحشرات التي تعيش المناطق الأدفأ يعتمد على قسوة الظروف البيئية المحيطة بالحشرة ، وكذلك على الظروف الموجودة في الموطن الدقيق لها micro-habitat ، وهناك العديد من الحشرات الاستوائية التي لها القدرة على البقاء بدون الدخول في طور السكون .

وفي معظم الحشرات التي تدخل في طور السكون ، يكون هناك طور واحد هو الذي يدخل في السكون ، على الرغم من أن هذا الطور قد يختلف في الأنواع القريبة من بعضها تقسيماً ، فمثلاً نجد أن كل من حشرة *Melanoplus differentialis* تدخل في السكون في مرحلة البيضة قبل عملية تكوين الجنين بينما نجد أن حشرة النطاط القريبة لها تقسيماً وهي *M. mexicanus* تدخل في السكون في مرحلة البيضة كذلك ولكن بعد أن يكون قد اكتمل تكوين الجنين . وعادة ما يكون السكون في الطور اليرقي مقتصرأ على العمر اليرقي الأخير كما في حشرة *Saturnia* بينما نجد أن السكون في الطور الكامل يحدث في أنواع فردية في معظم الرتب الحشرية وبخاصة في رتبة غمدية الأجنحة Coleoptera ومختلفة الأجنحة Heteroptera .

في بعض الأحيان تدخل الأفراد في جميع الأجيال للنوع الواحد في طور السكون ، وهذا يسمى سكون إجباري ونتيجة لذلك فإنه يكون هناك جيل واحد عادة كل سنة ، ومثال ذلك بيض حشرة *Orgjia* حيث يوضع ذلك البيض في نهاية الصيف والخريف ويظل في حالة سكون فلا يفقس قبل حلول مايو من العام المقبل ، ويكون هناك جيل واحد من الحشرات الكاملة الطائرة من يولييه حتى أكتوبر . وقد يحدث في أنواع أخرى من الحشرات أن بعض الأجيال لا تدخل جميع أفرادها في مرحلة السكون ، بينما في بعض الأجيال الأخرى قد يدخل جزء من الأفراد أو الأفراد كلها في السكون ، وهذا ما يسمى بالسكون الاختياري وكقاعدة يكون هناك جيلين أو أكثر كل سنة . والسكون الاختياري يكون أكثر ملائمة في المناطق التي تتميز بوجود فصول طويلة Long developmental seasons حيث يساعد ذلك الحشرة على الاستفادة المثل أو الاستخدام الأمثل للوقت المتاح . وإذا كانت الفصول قصيرة فإنه قد لا يكون هناك وقت متاح لإكمال الجيل الثاني ويكون السكون الإجباري مفيداً في هذه الحالة .

٢٢ - ٣ بدء السكون Initiation of diapause

تقوم معظم الحشرات بتخزين كميات إضافية من المواد الغذائية في الأجسام الدهنية قبل أن تبدأ في الدخول في مرحلة السكون ، ويحدث ذلك بينما تكون الظروف السائدة مازالت ملائمة لتطور الحشرة ، وفي الحشرات التي تخضع للسكون الإجباري فإن بداية السكون في طور معين يتم تحديدها وراثياً ، ولكن في الحشرات التي يكون فيها السكون إختيارياً فإنه من الواضح أن التغيرات في التمثيل الغذائي لها تحدث عن طريق بعض الاشارات من البيئة والتي تدل على حلول الظروف البيئية الغير مناسبة .

ولقد أثبتت الأعمال التجريبية على أي حال أن الفرق بين السكون الإجباري والسكون الاختياري ينحصر في درجة واحدة فقط ، فالحشرات إجبارية السكون (والتي يبدو فيها أن السكون يكون إستجابة لمدى واسع من العوامل البيئية حيث أنها تخضع باستمرار للسكون) وجد أنها يمكنها تجنب الدخول في مرحلة السكون عند

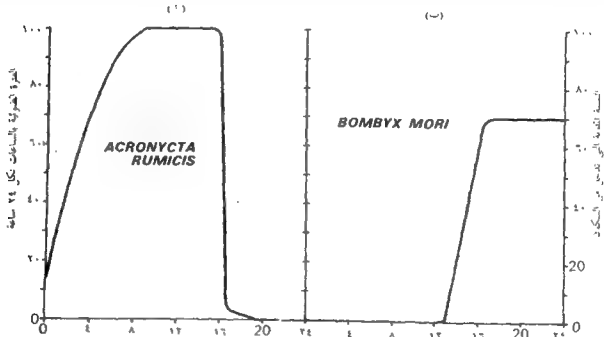
تعرضها لظروف قاسية من المعمل ، وعلى العكس من ذلك فبالرغم من أن السكون الاختياري يمكن التحكم فيه بدرجة كبيرة بواسطة العوامل البيئية فإن السلالات المختلفة للنوع الواحد قد تصبح مميزة وراثيا فيما يتصل بالسكون ، وعلى ذلك فإن السلوك بتلك السلالات لا يمكن تمييزه والمثل الواضح على ذلك هو دودة الحرير *B. mori* حيث توجد سلالة من هذه الحشرة لا تدخل في سكون بينها هناك سلالة تدخل سكونا ولها جيل واحد في السنة وأخرى تسكن ولها جيلين ورابعة لها أربعة أجيال وكل من السلالات السابقة تستجيب بدرجات متفاوتة للعوامل البيئية .

ويتكامل تأثير هذه الظواهر الخارجية والداخلية عن طريق الجهاز العصبي الذي يتحكم في نشاط النظام العصبي الإفرأزي .

ويعتبر طول النهار أو الفترة الضوئية هو المؤشر الثابت الذي يعمل عليه في الفصول المختلفة وكذلك تعتبر العلاقة المهمة التي تنبه بدء السكون ، وهناك مؤشرات أخرى محتملة مثل درجة الحرارة والغذاء وكذلك عمر الأبوين .

٢٢ - ٣ - ١ الفترة الضوئية

خارج نطاق المدار بين الاستوائيين يكون النهار طويلا في الصيف وقصيرا في الشتاء مع الزيادة أو النقص في طول النهار في الربيع والخريف . وعندما يكون النهار قصيرا نسبيا في الخريف يكون ذلك بشيئا يقرب الشتاء وذلك يعمل على تنبيه بداية السكون في العديد من أنواع الحشرات . فعنداري *Acronycta* على سبيل المثال لا تدخل في مرحلة السكون إذا كان طول النهار في أثناء فترة الطور اليرقي يزيد على ١٦ ساعة ولكنها تدخل في السكون إذا كان طول النهار أقل من ١٦ ساعة (شكل ٢٢ - ١٢) . وفي إنجلترا يزيد طول النهار على ١٦ ساعة لمدة أسابيع في

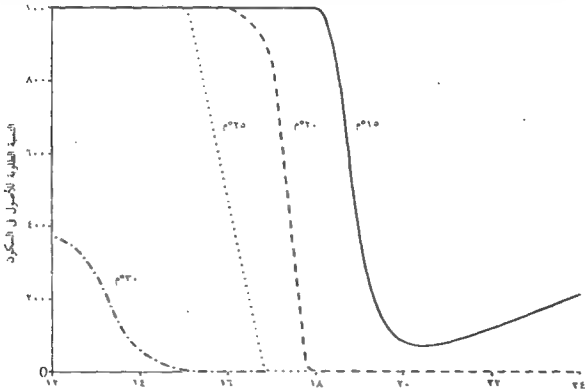


شكل (٢٢ - ٢) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون في (أ) حشرة *Acronycta* على درجة ٢٧ - ٢٨ م ، (ب) السلالة القاتلة الجبل bivoltine من دودة الحرير على ١٥ م .

منتصف الصيف ولهذا فإن اليرقات التى تحتجز تلك المرحلة الحساسة تتطور بدون الدخول فى مرحلة السكون . والحشرات الكاملة الناتجة من العذارى الساكنة فى الشتاء تخرج فى مايو ويونيو ويولية ولذا فإن السواد الأعظم من الخلفة الناتجة عنها لا تتأثر ، كما تتأثر اليرقات التى تتعرض للنهار الطويل فى منتصف الصيف مما يؤدى إلى دخول العذارى فى مرحلة السكون وعدم خروج الجيل القادم من الحشرات الكاملة قبل أن يجيء العام التالى ، وعلى أى حال فإن عددا قليلا من اليرقات الناتجة من العذارى التى تتم تعذيرها مبكرا تنمو وتتطور بدون أى تأخير حيث ينتج جيل ثانى من الفراشات تخرج فى شهرى أغسطس وسبتمبر .

وهناك ردود فعل مشابهة تحدث فى عديد من الحشرات الأخرى فى المناطق المعتدلة حيث يكون هناك فترة ضوئية حرجة (طول نهار حرج) وأى تغيرات طفيفة حولها تحدث تغييرا كاملا فى نوع التطور ، والحشرات التى تنمو بدون سكون تحت ظروف النهار الطويل (الفترة الضوئية الطويلة) يمكن أن تسمى بحشرات النهار الطويل Long-day insects .

وتتداخل الفترة الضوئية مع درجة الحرارة ، وفى الحشرات ذات النهار الطويل يكون النهار الحرج - والذى أسفله يحدث السكون أطول غالبا فى درجات الحرارة المنخفضة . وعلى سبيل المثال فإن طول النهار الحرج الذى يسبب سكون العذارى فى *Acronycta* يبلغ نحو ١٦ ساعة على درجة ٢٥° م ولكنه يكون ١٩ ساعة تقريبا على درجة ١٥° م (شكل ٢٢ - ٣) ، ولهذا السبب فإن تاريخ بداية السكون يختلف من عام لآخر على الرغم من ثبات التغيرات الموسمية بالنسبة لطول النهار . وفى أى دقيقتى على أى حال يكون طول النهار الحرج غير متأثر بدرجة الحرارة .

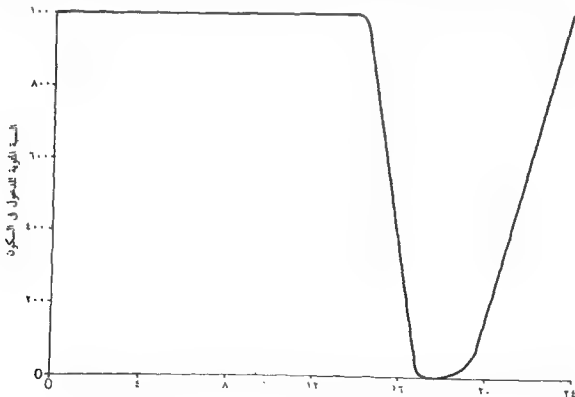


شكل (٢٢ - ٤) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون الوق فى حشرة *Euproctis* .

وكصفة مميزة للحشرات ذات النهار الطويل إذا ما تعرضت لظروف النهار الطويل فإنها تتطور ثانية دون الدخول في السكون (شكل ٢٢ - ١٢) . وهذه الظاهرة تحدث في المصل فقط ومن الممكن أن لا يكون لها أهمية من الناحية البيئية لأن الفترات الضوئية القصيرة تحدث فقط في الشتاء في المناطق البعيدة عن خط الاستواء وأنشاء الفترات التي تكون فيها الحشرات في حالة إنعدام للنشاط الفعلي .

وتعتبر دودة الحرير واحدة من الحشرات القليلة التي عندما تتعرض لنهار طويل فإنها تبدأ في السكون (شكل ٢٢ - ٢ ب) . وعند تعريض بيض السلالة ثنائية الجيل في السنة للنهار الطويل فإن ذلك يؤدي إلى ضمان دخول البيض من الجيل التالي في السكون ، أما البيض الذي يتعرض لفترة ضوئية أقل من ١٤ ساعة يوميا يكون من الأسباب التي تؤدي إلى عدم دخول البيض في الجيل التالي في السكون ، ولذا فإن ظروف النهار الطويل في الربيع التي تؤثر في البيض تؤدي إلى إنتاج بيض ساكن في الحريف ، ولكن البيض الذي يتعرض لنهار قصير يكون مؤكدا على نمو وتطور بيض الجيل التالي (الذي سوف يوضع في الربيع القادم) وبدون سكون . والحشرات التي تتطور بدون الدخول في السكون عند تعرض الطور الحساس للنهار القصير تسمى الحشرات ذات النهار القصير Short-day insects .

وهناك نوع وسطي غير عادي من التطور يحدث في عدد قليل من الحشرات مثل حشرة *Euproctis* ، فالسكون البرقي في هذه الحشرة يحدث نتيجة للتعرض إما إلى نهار قصير أو فترة ضوئية طويلة جدا ، ولكن التطور يحدث دون أي تأخير إذا ما كانت الفترة الضوئية ما بين ١٦ - ٢٠ ساعة تقريبا (شكل ٢٢ - ٤) .



شكل (٢٢ - ٤) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون الوق في حشرة *Euproctis*

وتكون إستجابة العديد من الحيوانات للفترة الضوئية عن طريق الادراك الحسى للتغيرات الطفيفة في طول النهار أكثر من الامتداد الفعلى لفترة الضوء ، ولكن ذلك لا يحدث في الحشرات ، فمعظم الحشرات تستجيب لطول الفترة الضوئية المطلق ، وهناك حالات قليلة يعتقد فيها أن الحشرة تستجيب للتغيرات في طول النهار ، فعلى سبيل المثال هناك أدلة على أن يرقات *Anax* تتطور دون الدخول في طور السكون إذا ما تعرضت أثناء الفترة الحرجة لفترات ضوئية تزيد ثلاث عن دقائق فقط كل يوم عن المعتاد ولكن العالم *Danilevskii* سنة ١٩٦٥ اقترح أن هذه الحشرة تظهر غمط وسطي من الاستجابة لطول النهار بالمقارنة مع الحشرة *Euproctis* . فقد اقترح أنه في بداية شهر مايو يكون طول النهار في مدى متوسط مما يترتب عليه أن الحشرة تتطور بدون الدخول في سكون ، ولكن بإنهاء شهر مايو يكون النهار أطول ، مما ينتج عنه سكون اليرقات المتأخرة في النمو (شكل ٢٢ - ١) ، ويعود مرة أخرى طول النهار إلى المدى المتوسط في الخريف ولكن لا يؤدي إلى تطور الحشرات بدون تأخير وذلك لأن اليرقات تكون في حالة سكون فعلا في هذه الفترة .

وسكون الحشرات الكاملة من جنس *Nomadacris* يمكن أن يفسر على أنه إستجابة لقصر طول النهار ، ولكن العالم *Norris* سنة ١٩٦٥ يعتقد أن التأثير ينتج من التنبية الناتج من إختلاف طول النهار في مراحل النمو المختلفة ، وفي أثناء نمو اليرقات والحشرات الكاملة المبكرة لهذه الحشرة فإن طول النهار يقل من ١٣ إلى ١٢ ساعة . وقد أظهرت التجارب المعملية أن تربية اليرقات تحت تأثير ١٣ ساعة يوميا فترة ضوئية حتى ولو كانت ثابتة يساعد على حدوث السكون في الحشرات الكاملة عند تقليل الفترة الضوئية بعد ذلك إلى ١٢ ساعة .

الحساسية للضوء Sensitivity to light : إن شدة الاضاءة أثناء الفترة الضوئية ليست مهمة بشرط أن تزيد عن الحد الأدنى والذي يختلف على حسب الأنواع ولكنه يكون عادة ١ شمعة/ قدم أو أقل ، ولذا فإن التذبذبات اليومية في شدة الاضاءة الناتجة عن وجود السحب لا يكون لها أى تأثير على الفترة الضوئية ، وطول النهار الفعلى يشتمل على فترات الشفق والفجر *Twilight* ، وكنتيجة لهذه الحساسية العالية للضوء فإن الحشرات التى تكون داخل ثمار الفاكهة وكذلك عذارى حشرة *Abtheraea* داخل شرائقها تتأثر بالفترة الضوئية ، وفي بعض الحالات فإن حساسية الحشرة للضوء تبلغ حدا لا تستطيع أن تنبه بواسطة ضوء القمر (حوالى $\frac{1}{10}$ شمعة/ قدم)

والذى ربما يساهم في طول النهار الفعلى ، وعلى أى حال فإن درجات الحرارة المنخفضة نسبيا أثناء الليل قد تعمل على موازنة أو إلغاء ذلك التأثير .

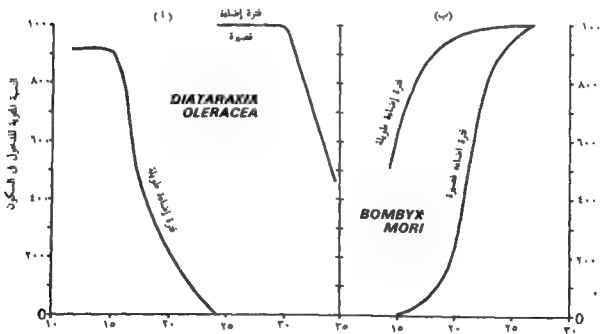
في معظم الحشرات فإن الأشعة ذات الطول الموجى القصير تكون هى المسئولة عن تأثير الفترة الضوئية : وقد وجد أن الأعين المركبة والأعين البسيطة لا تعمل كمستقبلات للضوء أثناء الفترة الضوئية . وقد تكون الأعين البسيطة الجانبية هى المسئولة عن الاستقبال في اليرقات ولكن من المحتمل أن الضوء يؤثر مباشرة على الجهاز العصبى المركزى ، وقد ذكر العالم *Lees* سنة ١٩٦٤ أن الفترة الضوئية لها تأثير مباشر على الخلايا العصبية المفردة في المخ .

٢٢ - ٣ - ٢ درجة الحرارة

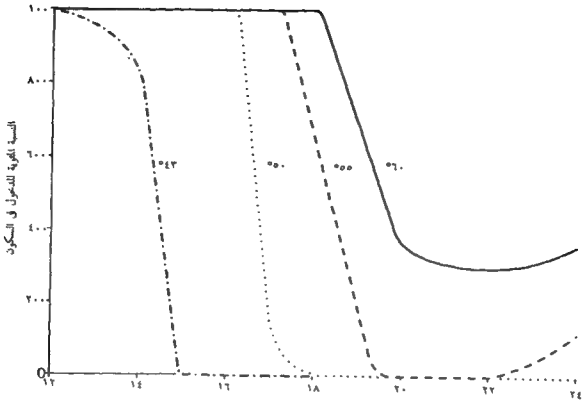
تلعب درجة الحرارة أيضا دورا مهما في حدوث السكون ، وبصفة عامة في المناطق المعتدلة فإن درجات الحرارة العالية تثبط السكون ودرجات الحرارة المنخفضة تعمل على تشجيع (أى ميل) الحشرة للدخول في السكون .

ويتداخل فعل كل من درجة الحرارة وطول الفترة الضوئية ، فإذا ما ربيت حشرة *Diataraxia* وهي حشرة ذات نهار طويل تحت ظروف معينة من ضوء ودرجة الحرارة فإنه ينتج عن ذلك أن يكون الفترة الضوئية القصيرة هي السائدة ويحدث السكون وذلك بصرف النظر عن درجة الحرارة إلا إذا كانت درجة الحرارة عالية جدا (شكل ٢٢ - ١٥) ، وفي الجانب المقابل وعندما تكون الفترة الضوئية طويلة فإن درجة الحرارة تكون هي السائدة فدرجة الحرارة المنخفضة تعمل على حدوث السكون أما درجة الحرارة العالية فتصنع حدوثه .

في أثناء فصول السنة المختلفة ، تعمل الحرارة والفترة الضوئية على تعزيز كل منها للأخرى وذلك لأن درجة الحرارة العالية تكون مرتبطة بالنهار الطويل والحرارة المنخفضة تكون مرتبطة بالنهار القصير . ومع التغير في خطوط العرض على أى حال فإن هذا التعزيز لا يحدث ، حيث أنه في مناطق خطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء على الرغم من أن أيام الصيف تكون أطول فإن درجات الحرارة تكون أقل منها عن المناطق القريبة من خط الاستواء ، وعن منطقة خط الاستواء ، ومن أجل ذلك فإن الأنواع ذات الانتشار الجغرافي الواسع تكون مختلفة من حيث التأقلم للغزو ، في المناطق المختلفة للمدى الذى تعيش فيه ، فمثل سبيل المثال ففى جنوب روسيا فإن حشرة *Acronycta* تدخل في السكون فقط عندما يكون طول النهار أقل من ١٥ ساعة ولكن مع زيادة خطوط العرض فإنه يكون هناك زيادة في طول اليوم المخرج ولذلك فإن نفس الحشرة في منطقة ليننجراد تدخل في السكون باستمرار .



شكل (٢٢-٥): التأثير البيئي للحرارة وفترة الضوء في أحداث السكون في (١) *Diataraxia* ، (ب) حودة الحرير .



شكل (٢٢ - ٦) : طول النهار المخرج بالنسبة للدخول في السكون لسلاسل حشرة *Acronycta* عند خطوط عرض قطبية . كل المنحنيات على درجة حرارة ٥٢٣ .

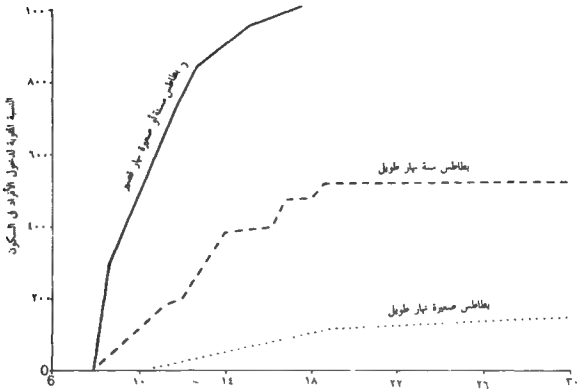
وعند خط العرض هذا فإنه يمكن تجنب الدخول في السكون عندما تكون الفترة الضوئية أطول من ١٨ ساعة (شكل ٢٢ - ٦) ، وهذه الاختلافات تعتبر صفات وراثية بالنسبة للمجتمعات الحشرية .

وبسبب هذه الاختلافات فإن دورة الحياة للنوع تختلف تبعاً للمناطق المختلفة التي ينتشر فيها هذا النوع ، فعند خط عرض ٥٤٣ شمالاً يكون هناك ثلاث أجيال متداخلة جزئياً والجيل الأخير فقط هو الذي تدخل عذاراه في السكون ، وعند خط عرض ٥٥٠ شمالاً يكون لتلك الحشرة جيلين فقط حيث يدخل الجيل الثاني في مرحلة السكون ، بينما منطقة ليننجراد وعند خط عرض ٥٦٠ شمالاً فإن أفراد قليلة جداً هي التي لا تدخل في السكون ويكون معظم النوع يكون ذو جيل الواحد في السنة نظراً لدخوله في السكون . هذا وقد وجدت اختلافات في دورة حياة بعض الحشرات الأخرى .

وتختلف دودة الحرير عن معظم الحشرات في أن درجات الحرارة العالية تؤدي إلى سكونها أما درجات الحرارة المنخفضة فإنها تؤدي إلى منع السكون .

وفي حشرة *Marmonilla* تكون درجة الحرارة مستقلة في تأثيرها عن الفترة الضوئية وقد وجد أن التبريد الفجائي للأنثى يؤدي إلى وضعها بيضا ، وهذا البيض يفقس وينتج منه يرقات ساكنة .

وقد أقرح كل من العالم Lee سنة ١٩٥٥ ، Danilevskii سنة ١٩٦٥ أن درجة الحرارة تعمل مثل الفترة الضوئية كإشارات تنبئية لحدوث السكون ، ولكن العالم Dewilde يعتقد أن لهذه العوامل تأثيرات تمثيلية .



شكل (٢٢ - ٧) : حدوث السكون في الحشرات الكاملة لحفساء الكولورادو *Lepidoptarsa* بعد تعرضها لفرات مدة ١٢ ساعة من الغذاء .

٢٢ - ٣ - ٣ الغذاء

هناك أدلة في عدد قليل من الحالات على أن كمية أو نوع الغذاء يمكن أن يؤثر على السكون ، فالتجريب على التغذية على أوراق مسنة يسبب السكون في الحشرات الكاملة لحفساء الكولورادو *Leptinotarsa* حتى في حالة تعرضها لفترة ضوئية طويلة (شكل ٢٢ - ٧) ، وفي عديد من الحالات فإن تأثير الغذاء على السكون لا يكون ظاهراً إلا عندما يكون طول النهار قريباً من الفترة الضوئية المبرجة ، أما في طول أو قصر النهار فإن تأثير الفترة الضوئية يكون هو المؤثر أو السائد في إحداث السكون .

هناك كثير من البراهين التي تدل على أن الفترة الضوئية تؤثر مباشرة على الحشرات وليس عن طريق الغذاء النباقي ، ولكن هناك حالات قليلة وجد فيها أن الغذاء النباقي يتأثر بالفترة الضوئية وبالتالي فإنه يؤثر على الحشرة ،

والمثل الواضح على ذلك هو يرقات ذبابة جنور الكرب *Eriosechia* والتي تستجيب سكونيا للنهار القصير حتى ولو كانت التربة التي تعيش فيها تلك اليرقات ظليلة .

٢٢ - ٣ - ٤ فسيولوجية الآباء

هناك عدد من الحالات التي وجد فيها أن الحالة الفسيولوجية للآباء تؤثر في دخول الجيل القادم في السكون ، فعل سبيل المثال فإن ظروف التربة تؤثر في فسيولوجيا الحشرات الكاملة للجراد من جنس *Locustana* وبالتالي تؤثر على حلول السكون في البيض الذي سوف تضمه هذه الحشرات ، لذا فإن إناث المظهر الانفرادي تضع بيضا يدخل في طور السكون بنسبة ١٠٠٪ بالمقارنة مع ٤٢٪ فقط نسبة سكون من البيض الذي يتم وضعه بواسطة الإناث التجمعية ، كما وجد كذلك أن الإناث التجمعية المتقدمة في السن يكون نسبة السكون في البيض الناتج منها أعلى من تلك النسبة الناتجة عن إناث تجمعية أصغر منها في العمر .

وهناك عديد من الحالات التي وجد فيها أن تعريض الحشرات لظروف خاصة من الفترة الضوئية أو درجة الحرارة يؤدي إلى دخول الجيل التالي لها في السكون .

٢٢ - ٣ - ٥ الأدوار الحساسة

تؤدي العوامل البيئية التي تعمل على بدء السكون مفعولها قبل بداية الظروف الغير ملائمة وربما يكون فعلها قبل أن يبدأ السكون ببعض الوقت ، وكتنتيجة لذلك فإن هذه المنبهات قد تعمل أو قد تكون تأثيرها على أطوار مختلفة عن تلك الأطوار من الحشرة التي تدخل في السكون ، وعلى سبيل المثال فإن تنبيه العمر العرقي الرابع لحشرة *Diataraxia* بواسطة فترة ضوئية مناسبة يؤدي إلى إحداث السكون في العذارى . كما أن دودة الحرير مثال واضح على ذلك أيضا حيث أن التنبيه المناسب للبيض يتسبب عنه حلول السكون للبيض في الجيل التالي .

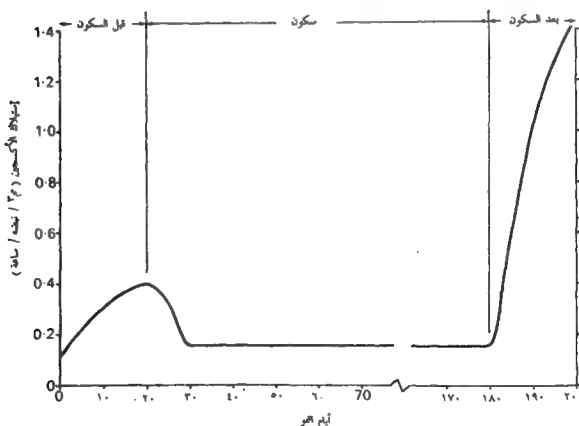
وتختلف أيضا فترة الحساسية بالنسبة للتنبيه تبعا لاختلاف الأنواع الحشرية ، فيرقات *Diataraxia* تكون حساسة للفترة الضوئية لمدة يومين فقط ، بينما في دودة القز *Bombyx* فبالرغم من أن الجنين الكامل النمو هو الطور الأكثر حساسية إلا أن الأعمار الرقية الثلاث الأولى تكون حساسة بدرجة أقل ، بل وأكثر من ذلك فإن عدد من دورات الفترات الضوئية يكون ضروريا لإحداث التأثير اللازم لدخول الحشرة في السكون ، فيرقة حشرة دودة الصنوبر *Dendrolimus* على سبيل المثال يجب أن تتعرض لحوالي ٢٠ نهارا قصيرا كباعت لإحداث السكون بينما تحتاج حشرة *Acronycta* إلى ١٥ نهارا قصيرا لإحداث السكون في العذارى بعكس حشرة أفي دقيق التي تحتاج إلى ١١ نهارا قصيرا فقط كباعت لإحداث السكون في العذارى . وهذا الرقم يختلف على أي حال تبعا لاختلاف ظروف التغذية ودرجة الحرارة .

٢٢ - ٤ تطور السكون Diapause development

بإثشاء حالة الحشرة الكاملة فإن تأخير التطور هو الصفة المميزة للسكون . وسكون الحشرات الكاملة عبارة عن تأخير في عملية التناسل ويتميز بفشل البويضات في النمو أو إعادة إمتصاص البويضات قبل ترسيب المح بها في الأنواع التي تدخل في السكون لأكثر من مرة أثناء الطور الكامل مثل خنفساء الكولورادو وحشرة *Dytiscus* . واليرقات والحشرات الكاملة عادة ما تصبح ساكنة وتمنع عن الغذاء أثناء طور السكون وذلك كما في حالة الحشرات

الكاملة لحفساء الكولورادو والتي تدفن نفسها في التربة ، ولكن في بعض الحالات الأخرى فإن الحشرات الكاملة تبقى نشطة أثناء فترة السكون وعلى أى حال فإن هذا النشاط يكون نشاطاً محدوداً كما أن التغذية في هذه الحالة تكون في أقل معدلاتها .

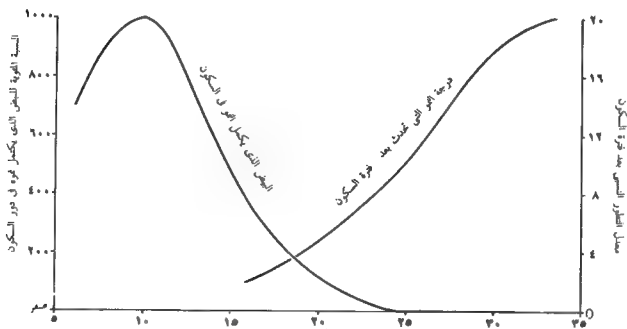
قبل أن تصبح الحشرة غير نشطة فإنها عادة ما تقوم بتخزين إحتياطي من المواد الغذائية وخاصة في الأجسام الدهنية مما يترتب عليه اختزال في المحتوى المائى لجسم الحشرة . وعند مقارنة الحشرات التى تدخل في السكون بالحشرات لا تدخل فيه فقد وجد أن الأولى تقوم بتخزين كميات أكبر من المواد الغذائية الإحتياطية ، وفي بعض الأحيان فإن هذا المخزون الغذائى يستخدم أثناء فترة السكون كما في حالة البعوض *Culex pipiens* على سبيل المثال فإن الحشرة تستهلك ٥٠٪ من المحتوى الدهنى أثناء الثلاثة أو الأربعة أشهر التالية والتي يكون فيها البيض ساكناً ، وهذا يعكس المعدل المنخفض جداً من التمثيل الغذائى أثناء هذه الفترة ، كما أستدل على ذلك أيضاً عن طريق المعدل المنخفض جداً من إستهلاك الأكسجين (شكل ٢٢ - ٨) .



شكل (٢٢ - ٨) : إستهلاك الأكسجين في بيض العنكبوت *M. differentialis* أثناء وقبل وبعد السكون .

وكان من المعتقد سابقا كنتيجة للدراسات التي تمت على *Hyalophora* أن النظام الأنزيمي المسعول عن الأكسدة النهائية **Terminal enzyme system** غير كامل ولكن أصبح من المعروف الآن أن هذا النظام حتى في النوع السابق نظام مكتمل ويتم نقل الإلكترونات خلال الطريق العادي من **NAD** والسكسينات **Succinate** إلى السيتوكرومات على الرغم من أن هذه المجموعة يكون مستوى كل من السيتوكروم ب، جـ فيها منخفض جدا ، وليس هناك أية أدلة على أن الأكسدة الذاتية للسيتوكروم بـ هي الخطوة النهائية في الأكسدة كما اقترح من قبل .

وليس معروفا بالضبط كيف يتم التحكم في نظام السيتوكروم ، فقد اقترح العالم **Harvey** سنة ١٩٦٢ أن الطاقة المطلوبة تكون قليلة وذلك بسبب قلة نشاط الحشرة ، وبناءا عليه فإن كميات قليلة من **ATP** هي التي تتحول إلى **ADP** ، مما يترتب عليه أن كمية **ADP** (الذي يعتبر كمستقبل للفوسفات) تكون قليلة وهذا في حد ذاته يعتبر عامل محدد لكمية التمثيل التأكسدي التي يمكن أن تحدث ، ومن ثم فإن النيكوتين أميد داي أمين داي نيوكليوتيد فوسفات المختزل والذي تمر عبره الإلكترونات إلى السيتوكروم يتراكم ، والنقص في نقل الإلكترونات سوف يؤدي بالتالي إلى اختلال في مستوى السيتوكرومات وهذا أيضا يؤدي إلى نقص مستوى التمثيل .

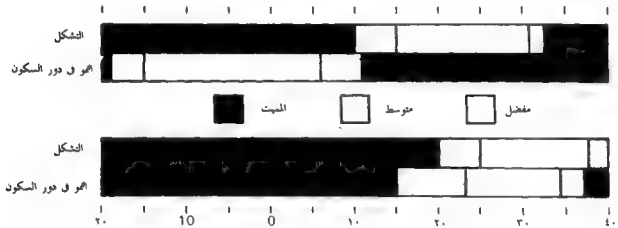


شكل (٢٢ - ٩) : تأثير درجة الحرارة على تكوين طور السكون والمخرج من طور السكون في حشرة *Amsiponera* درجة الحرارة المنخفضة للدخول في السكون ٩٠°م ، ولفظ لكسر طور السكون ٣٠°م .

وعلى الرغم من أن التجمد والتطور يكون متوقفا أثناء السكون إلا أن هناك تغيرات فسيولوجية تحدث في الحشرة . وقد ذكر العالم **Andrewartha** سنة ١٩٦٥ أن هذه التغيرات تكون مصاحبة لخروج الحشرة من طور السكون . وهناك رأى آخر يقول أن هذه الظاهرة تحدث أثناء السكون وذلك لازالة العقبات التي تتببط تطور الحشرة .

ويعتمد أن يكتمل طور السكون فإن الحشرة تستعيد قدرتها على النمو بشرط أن تكون الظروف البيئية مناسبة لذلك ، أما إذا كانت الظروف البيئية غير ملائمة للنمو فإن الحشرة تستمر في حالة من الهدوء حتى تتحسن تلك الظروف .

وهناك بعض العوامل البيئية التي تساعد على سرعة تكوين طور السكون ومن أهم هذه العوامل درجة الحرارة ، والمدى الحرارى الذى يحدث عنده طور السكون يختلف تبعاً لاختلاف التوزيع الجغرافى للنوع ، وفي المناطق المعتدلة تكون أمثل درجة حرارة لذلك ما بين صفر - ١٠ م من درجة الحرارة الضرورية لنمو الحشرة (شكل ٢٢ - ٩ ، ٢٢ - ١٠) . وعند درجات الحرارة الأعلى أو الأقل تكون ظهور طور السكون أبطأ ، أما في حالة درجات الحرارة العالية والمنخفضة بدرجات كبيرة فإن ذلك يعمل على وقف كل من طور السكون وكذا نمو وتطور الحشرة ، وفي الجانب المقابل فالحشرات الاستوائية التي يحدث فيها السكون في الفصول الجافة تكون المدى الحرارى الملائم لتكشاف طور السكون فيها عادة أقل بقليل من المدى الحرارى اللازم لتطورها (كما واضح في شكل ٢٢ - ١٠) .



شكل (٢٢ - ١٠) : الاحتياجات الحرارية لكل من طور السكون لحشرة الناطق للعدلة *Saturina* وحشرة إسوائية *Diparopsis*

وفي العادة فإن طور السكون يكون مصحوبا بانخفاض المحتوى المائى بأنسجة الحشرة الساكنة ، وذلك قد يعزز مقدرة الحشرة على البقاء أثناء الفترات التي تكون فيها درجة الحرارة منخفضة جداً ، ولكن دور الماء في تكشاف طور السكون ليس معروفاً حتى الآن . فنمو بيض العديد من الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة لا يستعاد إذا كان الماء متاحاً لكن هذا لا يكون متاحاً إلا بعد أن تكتمل فترة السكون للبيض ، ولهذا فبالرغم من أن الماء يكون أساسياً لاستعادة النمو وحتى في حالة البيض الذي ينمو بدون الدخول في طور السكون فإن الماء ليس له علاقة . وأمكن التعرف على هذه العلاقة أيضاً في حشرات أخرى غير مستقيمة الأجنحة وفي أطوار مختلفة من النمو .

وقد وجد في عدد قليل من الحالات أن طور السكون يتأثر بالفترة الضوئية ، فعلى سبيل المثال تستعيد يرقات *Dendrolimus* مقدرتها على النمو بعد تأخير يستمر لمدة أسبوعين فقط إذا كان طول النهار أثناء السكون طويلاً ،

ولكنها تستمر ساكنة لمدة أربعة أسابيع إذا كان النهار قصيرا ، وفي غالبية الحشرات فإن الفترة الضوئية لا تكون ذات أهمية بمجرد أن يبدأ السكون .

وطول طور السكون يختلف بدرجة كبيرة تبعا لاختلاف الظروف وكذلك تبعا لاختلاف الأنواع ، فعند توفر الظروف المثلئ نجد أن طور السكون يستمر لمدة ١٥ يوما في حشرة *Gryllus Commodus* بينما نجد أن حشرة *Cephus* تحتاج من ٩٠ - ١٠٠ يوما على الأقل لإكمال طور السكون .

٢٢ - ٥ التحكم في السكون Control of diapause

حدوث السكون في اليرقة والعنقاء وربما في المراحل المتأخرة من النمو الجنيني يكون ناتج عن نقص في هورمون الانسلاخ Ecdyson ولذا فإن نمو هذه الأطوار وإنسلاخها لا يتم ، وفي حالة تكوين الحشرات الكاملة فإن نقص هورمون غدة الكوريس الأتم يتسبب عنه فشل تكوين البويضات oocytes ، ومن المعروف أن نشاط كل من الغدد الصدرية (غدد الصدر الأمامي) وغدة الكوريس الأتم يتم التحكم فيها بواسطة الخلايا العصبية المفرزة neurosecretory cells الموجودة في المخ (راجع باب الهورمونات) ، وعدم مقدرة تلك الغدد على تأدية وظيفتها أثناء الانسلاخ يرجع أساسا إلى عدم نشاط الخلايا العصبية المفرزة .

وهناك نظريات مختلفة وضعت سابقا لتفسر ظاهرة عدم نشاط الخلايا العصبية المفرزة أثناء السكون ثم نشاطها بعد ذلك والذي يؤدي إلى استعادة الحشرة لمقدرتها على التطور . فقد اقترح العالم Danilevskii سنة ١٩٦٥ أن نشاط الخلايا العصبية المفرزة ، قبل السكون يكون ناتج عن الفعل المباشر والغير مباشر والحرارة وبعض المنبهات الأخرى ، وقد افترض الفترة الضوئية الطويلة أو درجة الحرارة العالية سواء في حالة التعرض للضوء أو عدم التعرض له قد تنشط الخلايا العصبية المفرزة ومن ثم فإن نمو الحشرة وتطورها يستمر بدون أى توقف ، ومن ناحية أخرى فإن الفترة الضوئية القصيرة ودرجات الحرارة المنخفضة تفشل في تنشيط الخلايا العصبية المفرزة مما يؤدي إلى حدوث السكون . ومن المعروف أن الضوء يؤثر مباشرة على المخ في حشرة المن وأن المخ في حشرة *Hyalophora* يتأثر مباشرة بدرجات الحرارة المنخفضة أثناء طور السكون .

أما العالم Andrewartha سنة ١٩٥٢ فقد افترض أن الخلايا العصبية المفرزة يتم تنبيهها بطريقة غير مباشرة عن طريق نواتج تكسير الجسم الدهني والمخ في حالة الأجنة ، وفي نظريته « تحريك الغذاء » Food molulation hypothesis فقد افترض أن الأفراد التي تتجه إلى السكون يكون المخزون الغذائي متراكما مما يؤدي إلى عدم تنبيه الخلايا العصبية المفرزة ، وهذا المخزون الغذائي لا يستهلك إلا بعد إنقضاء فترة السكون وهنا فقط يتم تنبيه الخلايا العصبية المفرزة وتستعيد الحشرة نشاطها . والأدلة الفسيولوجية مع هذه النظرية .

وتبعاً لرأى الملائن Schneiderman & Horwitz سنة ١٩٥٨ فإن طور السكون يستلزم لحملته تفاعلات تخليقية معقدة من عدة أطوار Several phases مختلفة وهذه التفاعلات تكون هوائية ولا هوائية وكذلك قد تكون عكسية وغير عكسية ، وبالإضافة إلى ذلك يكون هناك تفاعلات هدم Reactions breakdown وهذه التفاعلات قد تكون ذات طبيعة إنزيمية تنتج عنها تكسير نواتج التفاعلات العكسية في التفاعلات التخليقية . ودرجات الحرارة المنخفضة أثناء طور السكون تعمل على بطء تفاعلات الهدم مما يستتبعه أن المواد الناتجة عن تفاعلات التخليق تتراكم . والابحاث المبكرة على مخ عنذاري *Hyalophora* كان مؤداها أن المواد المتراكمة هذه كانت عبارة عن

الأسيتيل كولين وذلك يكون مرتبطا بغياب انزيم الكولين استريز وكذا غياب النشاط الكهربى (النبض العصى) للمخ electrical activity ، وعلى كل فإن الأبحاث الحديثة قد أثبتت خطأ هذه النظرية وبرهنت على سيطرة المخ أثناء طور السكون .

والسكون فى البيض (والذي يكون فى بداية النمو) يكون له ميكانيكية مختلفة تماما وذلك لأن البيض فى هذه المرحلة لا يكون به نظام غدد صماء فى هذا الوقت . وفى بيضة دودة الحرير يكون السكون ناتجا عن الهرمون المحدث للسكون والذي يفرز بواسطة الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى العقدة العصبية التحت مريحية للفراشة الأم ، وبالإضافة إلى ذلك فإن هناك هورمون مضاد يفرز بواسطة غدة الكوريس الاثم للفراشة الأم أيضا يثبط فعل الهرمون المسبب للسكون ، وإفراز كل من هذين الهرمونين يتم التحكم فيه عن طريق المخ فى الفراشة الأم . والاختلافات فى التوازن الهرمونى بين هذين الهرمونين هو المسئول عن الاختلافات بين سلالات دودة القز .

وهناك بعض البراهين على وجود الهرمون المسبب للسكون diapause- inducing hormone فى أطوار الحشرات الأخرى غير البيض ، وعلى سبيل المثال فإن الملائان Wide & Bore سنة ١٩٦١ قد اقترحا أن هذا الهرمون قد يكون هو السبب فى سكون الحشرات الكاملة لخنفساء الكولورادو *Leptinotarsa* .

واستعادة الخلايا العصبية المفرزة لنشاطها بعد فترة السكون قد يكون راجع إلى إزالة أو إنتقال المواد المثبطة أو قد يكون مرحلة إلى التنبيه الذى يحدث بواسطة المواد الناتجة عن السكون .

الفصل الثالث والعشرون

الفرمونات

PHEROMONES

تقوم الهرمونات بعمليات تنظيمية بين الاعضاء المختلفة للجسم الكائن بينا هناك أيضا مواد كيميائية تعرف بالفرمونات مشابهة في عملها للهرمونات من حيث قيامها بتنظيم عملية التعاون بين الافراد في مجتمعها . وتفرز الهرمونات بواسطة غدد اکتودرمية موجودة في المنطقة البطنية أو بواسطة غدد مرتبطة بالفكوك في رتبة غشائية الأجنحة *Hymenoptera* أو تربط بالأجنحة كما في كثير من ذكور حرشيفة الأجنحة *Lepidoptera* .

وفي كثير من الحشرات وخاصة حرشيفة الأجنحة تقوم الهرمونات بعملية الجذب الجنسي لعملية بحث أحد الجنسين والوصول إلى الجنس الآخر وغالبا من مسافات بعيدة نسبيا . والجاذبات الجنسية تكون في أغلب الأحيان متخصصة نسبيا . والتركيب الكيميائي لهذه المركبات يفي بحاجتين هامتين من خواص هذه المركبات حيث أنه يجب أن يكون قابلا للتطاير ويجب أن يكون مستويا لشرط التركيب التخصصي المؤثر . واحيانا تكون التركيزات العالية من الجاذب الجنسي حاثه على عملية التزاوج ولكن في بعض الحالات الأخرى يفرز فرمون متخصص بواسطة الذكور . وفي الجراد تقوم الهرمونات بدور تنظيمي في عملية الوصول إلى البلوغ بين مجتمعها وتصبح عملية البلوغ للافراز متزامنة .

وللهرمونات أهمية خاصة في الحشرات الاجتماعية لأنها تقوم بعملية الاتصال بين افراد الشغالات وتحافظ على التركيب الاجتماعي للمستعمرة .

٢٣ - ١ طبيعة الفورمونات

The nature of pheromones

الفورمونات مواد تفرز خارج الجسم بواسطة الحيوانات فإذا وصلت إلى فرد آخر من نفس النوع تجعله يستجيب لهذه الاشارات الكيميائية بطريقة ما (Karlson and Bufenant سنة ١٩٥٩) لذا فهي تختص بعمليات التعاون بين الافراد ولذا فلها أهمية خاصة في السلوك الجنسي وكذلك في تنظيم هذا السلوك وبالإضافة إلى الوظائف

الخاصة بالحشرات ذات الصفة الاجتماعية وتحت الاجتماعية . وتستقبل بعض الفرمونات مثل الجاذبات الجنسية وخاصة في رتبة حرشفية الأجنحة بواسطة المستقبلات الشمية وتؤثر في الفرد المستقبل عن طريق جهازه العصبي المركزي . وفي حالات أخرى تصل المادة المستقبل عن طريق جهازه المضمي فتستقبل بواسطة الاعضاء الحسية للتفوق وفي هذه الحالة يكون تأثيرها كسابقتها من حيث ميكانيكية التأثير . وهناك احتمال آخر عند وصول الفرمون عن طريق الجهاز المضمي وهو امتصاصه في القناة المضمية للقيام بدور في العمليات الحيوية داخل المستقبل .

٢٣ - ٢ الغدد المنتجة للفرمونات

Glands producing pheromones

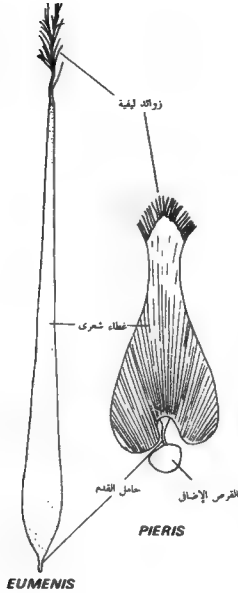
بالرغم من أن بعض الفرمونات مثل الفرمونات الحاثية على النضج في الجراد الصحراوي تنتج من خلايا البشرة فإن الفرمونات في كثير من الحالات تنتج من غدد محددة .

٢٣ - ٢ - ١ رتبة حرشفية الأجنحة

تكون الذكور في حرشفية الأجنحة قادرة على إنتاج رائحة جنسية جاذبة حاثية على التزاوج تفرز من غدد ترتبط بالحراشيف وتعرف هذه الحراشيف باسم المشبقات *Androconia* وتوجد غالباً في الأجنحة كما في الحشرات التابعة لعائلة *Pieridae* وهذه الغدد قد تكون مبعثرة أو توجد مجمعة وتكون الحراشيف في هذه الحالة على شكل ممتد طولياً وتنتهي بزوائد ليفية كما في شكل (٢٣ - ١) . ويعتقد إن الخلايا الغدية الموجودة في غشاء الأجنحة ترتبط بقاعدة الحرشفة ولكن ليس من الواضح كيف تبعث الرائحة (الفرمون) من الحرشفة . وقد قال *Bourgogne* (١٩٥١) أن ذلك يتم عن طريق قناة الحراشيف التي تصل في النهاية إلى فتحات طرفية موجودة في الألياف ولكن *Dixey* (١٩٣٢) لم يقر بوجود مثل هذه الفتحات كما لم يتمكن *Dickens* (١٩٣٦) من إثبات أو نفى وجود هذه الفتحات . وقد اقترح أن نواتج الافراز تنتشر على سطح الحراشيف ، وعلى أنه حال فإن الحافة الهدبية للحرشفة تزيد من المساحة المعرضة لحدوث التبخير .

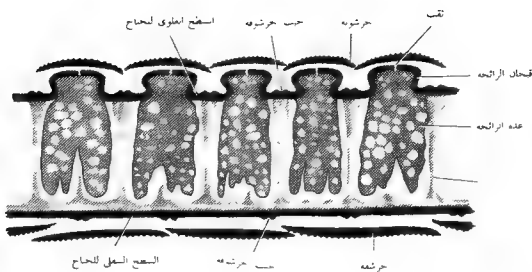
ويحتمل أن توجد حراشيف مشابهة على الأرجل أو البطن ، فعلى سبيل المثال نجد أن لذكور حشرة *Ephenta* و *Lsuhniella* خصللات من المشبقات *Androconia* على المنطقة الحائية الظهرية على كلا الجانبين من الحلقة البطنية الثامنة ومن الطبيعي أن هذه الحراشيف تخفى عن طريق دخولها داخل الحلقة السابعة بطريقة تسكوبية ولكنها تظهر مرة أخرى عند تمدد البطن وعدم تداخل الحلقات مرسله الرائحة .

وفي ذكور بعض الأنواع من حرشفية الأجنحة تكون المنطقة المغرزة للرائحة (الفرمون) منفصلة عن المنطقة المسؤولة عن نشر الفرمون . وفي ذكور حشرة *Amauris niavivs* تتجمع مناطق الافراز على صورة مناطق صغيرة



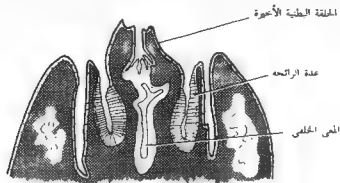
شكل (٢٣ - ١) : حراشيف الراحلة في أجنحة صفراء *Eumenis* وأنى دقيق *Pieris*

على كلا من الجناحين الخلفيين . وهذه المناطق تحتوى على حراشيف متخصصة تسمى بفتحين الراحلة *Eltringham* سنة ١٩١٣) تنشأ من سطح الأجنحة على هيئة قبة لها ثقب علوى صغير كما بالشكل وتفتح الغدد الصغيرة عديدة الخلايا على الأجنحة بواسطة ثقب وتغطي المساحة المظلمة التي تحتلها فتاجين الراحلة بواسطة حراشيف صغيرة عادية الشكل وكما في شكل (٢٣ - ٢) .



وتنتشر الرائحة من هذه المناطق بواسطة فرش الرائحة والتي ترتبط بالأعضاء التناسلية . وتكون كل فرشاه من مجموعة شعيرات طويلة تمتد من النهاية المركزية لكيس يمكن أن يتقلب بواسطة ضغط الدم لكي تمتد الشعيرات كخصلة ويمكن أن ينكمش هذا الكيس بواسطة العضلات . ولكي تم عملية نشر الفرمون فإن الحشرات تهبط بواسطة جناحها وتثني البطن باتجاه أحد التجمعات التي توجد بها مجموعة من غدد الرائحة في نفس الوقت التي تقلب فرشاة الرائحة . وتنتشر الرائحة بعد ذلك من الفرشاه الممتدة وتكرر الحركة ، والرائحة التي تنتشر بهذه الطريقة هي الجاذبات الجنسية في حشرة *Euploea core* .

الرائحة عن طريق فتحه طرفيه أو كما في بعض الحالات عن طريق تكوينات خارجية من الغدة وأحيانا ترتبط الغدة في إناث حشرتي *Triphaena*, *Gonepteryx* بالشعر لتسهيل عملية انتشار الفرمون .

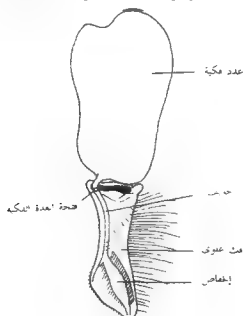


شكل (٢٣ - ٣) : قطاع موزني خلال قمة البطن في أنثى يوحح غدة الرائحة .

٢٣ - ٢ - ٢ رتبة غشائية الأجنحة

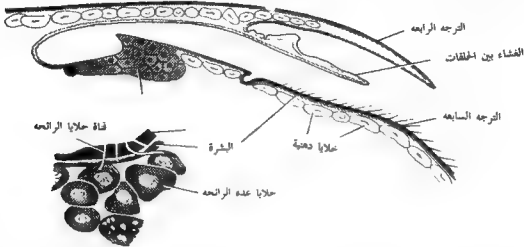
نحل العسل *Apis mellifera* : توجد غدتان هامتان ، في نحل العسل لإنتاج الفرمون أحدهما الغدة الفكية في الرأس وغده ناسونوف Nassonoff في البطن . وتشبه الغدة الفكية الكيس ويدخلها طبقة طلائية من خلايا مفرزة محاطة بجليد رقيق وتصب قناة الغدة في قاعدة الفك وذلك في مجرى يصب في انخفاض يقع على الجانب الداخلي للفك كما في شكل (٢٣ - ٤) وتكون هذه الغدة كاملة التكوين في الملكات والشغالة ولكنها تختزل بشده في الذكور ، وهذه الغدة شائعة في غالبية رتبة غشائية الأجنحة *Hymenoptera* .

وتوجد غدة ناسونوف في الغشاء الموجود بين الحلقات وذلك بين الترجه البطنية السادسة والسابعة وهي تتكون



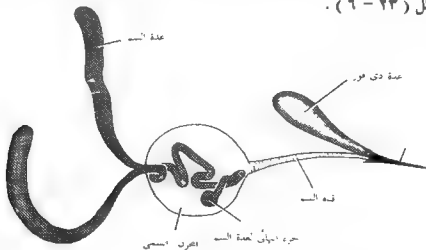
شكل (٢٣ - ٤) : شكل داخل الفك والغدة الفكية لشغالة نحل العسل modgrass سنة ١٩٥٩)

من عدد من الخلايا كبيرة الحجم ولكل منها قناة ضيقة تؤدي إلى خارج الجليد وتختفى عادة تحت الترجمة السادسة ولكن يمكن إظهارها بضغط طرف البطن وهي تكون كاملة النمو في الشغالة ولكنها تكون غائبة في الذكور .
وتختلف الآراء بالنسبة لوجودها في عدمه من الملكات ويوضح شكل (٢٣ - ٥) غده ناسانوف .



شكل (٢٣ - ٥) : قطاع طولى بين خلايا قاعدة الحلقة البطنية السابعة في شغالة نحلة البسل موضحا مكان غدة الرالعة والشكل يوضح مجموعة من عدد الرالعة وقنواتها (Hodgrass ١٩٥٦) .

النمل Ants : للنمل غده فكية كما هو موجود في النحل كما أن هناك مصادر أخرى للفرمونات في النمل وهي الغدة السامة وغده دى فور Dufour وكلتا الغدتان غير موجودتان في الذكور حيث تتحدا بابرة اللسع وغدة بافان Pavan التى تفتح على سطح البطن للمنطقة البطنية على الأسترنة البطنية السادسة . وتتكون الغدة السامة من زوج من الأنابيب الغدية التى تتحد في قناة واحدة مكونة قناة ملتفة تفتح في مخزن أما غدة دى فور Du Fouor فأنها تفتح في قناة السم قرب قاعدة الفخذ وهي غده صغيرة عبارة عن كيس بسيط له جدار غدى وغلاف عضلى رقيق كما في شكل (٢٣ - ٦) .



شكل (٢٣ - ٦) : غدة السم وغدة دى فور في شغالة نمل (من Wheeler عام ١٩٢٦) .

٢٢ - ٣ الفرمونات كجاذبات جنسية

Pheromones as sex attractants

تعمل الفرمونات في عدد كبير من الحشرات على جذب افراد الجنس ليعضهم لتتم عليه الزواج وتسمى هذه الفرمونات بالجاذبات الجنسية . وهي منتشرة في رتبة حرشفية الأجنحة كما أنها توجد في بعض الحشرات من رتب غمدية وغشائية الأجنحة والصراصير وفرس النوى وبعض الرتب الأخرى (Jacobson سنة ١٩٦٥) . وفي معظم الحالات تنتج هذه الحشرات الفرمونات بواسطة الأنثى لجذب الذكور والقليل ينتج من الذكور لجذب الإناث . كما يمكن لكل من الجنسين أن يتأثر بما يفرزه الآخر .

الفرمونات التي تجذب الذكور : تتكون الغدد المنتجة للفرمونات بواسطة الإناث (لجذب الذكور) في الحلقات الأخيرة من البطن ، وتنظم الحشرة إفراز هذه الفرمونات عن طريق تقطيع الغدد أو تعريضها بحركة البطن أو سحب الحلقات البطنية وإدخالها ببعض أو فردها إذا كانت من النوع القابل للتدخل . وتنتقل الفرمونات في أوقات محددة من اليوم وهذا يميز كل نوع من الحشرات ، فعلى سبيل المثال ذكور *Lobesia* (وهي من حرشفية الأجنحة) تنجذب إلى الإناث من الساعة التاسعة بعد الظهر حتى منتصف الليل أما ذكور *Heliothis* (وهي أيضا من رتبة حرشفية الأجنحة) فتجذب إلى الإناث من الساعة الرابعة حتى نهاية ضوء اليوم ، بينما تطلق حشرة *Ephestia* الفرمونات في أي وقت من اليوم .

وعادة لا تقوم الحشرات بأطلاق الفرمونات إلا بعد يوم أو يومين من ظهور الطور الكامل ثم تستمر الحشرة الكاملة في إطلاقه حتى الزواج . وفي بعض الحالات كما في ذكور حشرة *Megarrhessa* تنجذب الذكور إلى جنود الأشجار نتيجة لانطلاق الفرمونات حتى قبل خروج الإناث من العذارى وتنتظر الذكور حتى تخرج الإناث للتزواج . وبعد تتزاوج تتضائل جاذبية الإناث في عديد من الأنواع . وهذه الحالة ظاهرة في حشرة دودة القز التي تتزاوج مره واحده بالرغم أن الفرمون يكون متواجد في خلايا الغدد المفرزة للفرمون . بينما في حالة الحشرات عديدة التزاوج كما هو الحال في حشرة *Trichoplusia ni* (من حرشفية الأجنحة) يستمر انطلاق الفرمونات حتى يبطل الزواج .

والرائحة التي تستقبل على المستقبلات الشمية الموجودة على قرون الاستشعار في ذكور العديد من الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة لها أهميتها حيث أن هذه الذكور التي تنجذب إلى الرائحة تكون حساسة جدا ، وتنبه الأعضاء الحسية المتصلة بقرن الاستشعار بواسطة الرائحة المفرزة من الأنثى له نظام خروج مميز من العصب القرون الشعرى حتى في التركيزات المتناهية الصغر . وتأثير الرائحة هي عملية اثاره للذكر وتحفيزه على الإقلاع . وفي وجود الرائحة فإن عملية طيران الذكور توجه ضد اتجاه الريح وهذا يجعل الذكور في مجال وجود الأنثى ، وعملية الجذب يمكن أن تحدث من مسافات بعيدة وهناك حالة *Actias selane* التي ينجذب بها الذكر من على بعد ١١ كم . ومن الصعب معرفة ما إذا كان الجذب في مثل هذه الحالة هو نتيجة للفرمون أو الطيران العشوائي حتى تقع الذكور في مجال التأثير . وفي حشرة *Partheteria dispar* فإن الذكور تجذب إلى الإناث بعد انطلاق الفرمون على مسافة ٣٨ كم وقد حسب Welson عام ١٩٦٣ المسافة المؤثرة لفرمون جيلوبور *gyplure* والذي يفرز بواسطة

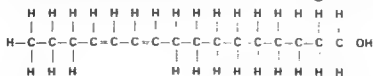
حشرة *Parthetaria* (نظريا) فوجد أن مسافة التأثير عند السرعات العالية من سرعة رياح مقدارها ١٠٠ سم/ ثانية ، وتختزل المسافة المؤثرة الطبيعية فإن المسافة المؤثرة تقل بواسطة طيور غايا المنطقة وحركة الهواء الموضعية . وعند التركيزات العالية من الرائحة فإن الذكور تصبح مثارة جدا وتخرج مفايض القضيب *Claspers* وتحاول أن تجمع مصدر الفورمون الذي يعمل في هذه الحالة المنشط لعملية التزاوج *Aggrodiasac* .

وتجذب ملكة نحل العسل للذكور بواسطة الفورمون والمركب الأساسي هو ٩ - أو كسوديكينويك وينتج من الغدد الفكية ، وفي غياب منبهات الذكور فإنها تطير عشوائيا ولكن عند تنبيهها فإنها تطير بعكس الريح إلى مجال مصدر انبعاث الفورمون (أي الملكة) ، ويتم هذا الجذب من ٢٠ - ٣٠ متر (Butler) سنة ١٩٦٠ . وعند ارتفاع الملكة أكثر من ١٥ قدم فوق الأرض وتحت ذلك فإن الذكور لا تنجذب إلى الأنثى وعند وصول الذكر إلى الملكة بالقرب منها نتيجة للرائحة فإنه يقترب منها بعد ذلك بالنظر المباشر . وأحيانا يصل الذكر إلى الأنثى وهي تطير في اتجاه عكس الريح وفي هذه الحالة تطير الذكور إلى ارتفاع ٢٠ - ٣٠ قدم ثم تدور دورانا عشوائيا ونتيجة لذلك تظهر فجأة بجانب الملكة وتحت الريح وتصبح قادرة على التوجه لها .

والجاذبات الجنسية في رتبة حرشفية الأجنحة ليست متخصصة بالنسبة للنوع ولكنها متخصصة أكثر لمجموعة من الحشرات . فمثلا في فصيلة *Saturniidae* فإن كل الأنواع من جنس معين تستجيب بطريقة متكافئة لجاذبات نوع واحد . كذلك فإن بعض الانحيازات المتقاربة تتأثر في تحاذيها لنفس الجنس ، ولكن في بعض الأجناس تكون الاستجابة أقل وضوحاً . أما الأجناس الأكثر بعداً من الوجهة التقسيمية فلا تستجيب لنفس المؤثر على الإطلاق . (Schneider سنة ١٩٦٦) [والرسم التالي يوضح استجابة اجناس فصيلة *Saturniidae* لفورمونات بعضها البعض] .

وهذه الدرجة من التخصص يمكن أن تحدث مع الفورمونات ذات الأوزان الجزيئية الكبيرة نسبيا والتي تسمح لدرجة معينة من الاختلاف . أما الجزيئات الصغيرة فإن التخصص يكون محدودا وفي نفس الوقت فإن اهم ميزة في الجاذبات الجنسية هي خاصيتها من حيث قابلية التطاير . وحيث أن قابلية التطاير تتأثر بزيادة الوزن الجزيئي لذا كان ذلك يتناقض مع ما سبق ذكره من أن الوزن الجزيئي الاكبر يكون أكثر تخصصا . لذا فإن الوزن الجزيئي للفورمون لا بد أن تحكمه خاصية التطاير فلا بد من وجود كوزون معين يجعل الوزن الجزيئي يتناسب للقيام بدورة . مع الأخذ في الاعتبار أن الحشرة هي العامل المحدد من حيث مقدرتها على تخليق جزيئي الفورمون (Wilson سنة ١٩٦٣ ب) .

وقد عزلت بعض الجاذبات الجنسية كيميائيا في حالات قليلة ويمكن التعرف عليها والجزيئات تحتوي على ١٠ - ١٧ ذرة ولها وزن جزيئي ١٨٠ - ٣٠٠ فالفورمون الحسي *Bombykol* وهو الجاذب الجنسي في حشره *Bombyx* عباره عن كحول غير مشبع له التركيب التالي :



الفرمونات الجاذبة للإناث : هناك أمثلة قليلة عن وجود فرمونات يفرزها الذكور مثل خنافس من *Nrthonomus* , *Harpobihzcus* من رتبة (Mecoptera) وفي الجنس الأخير بعد أن يمسك الذكر فريسته ويبدأ في أكلها فإن نموان يمتدان للخارج من بين الترجات البطنية الامامية وتمتد وتنقبض مطلقة رائحة جاذبة للإناث وعند اقتراب الأنثى يقوم بالاتصال بها ويتم التزاوج من الأنثى ويقدم لها بقية الفريسة .

الفرمونات الجاذبة للجنسين : في بعض الحالات يجذب الذكور والأنثى بنفس الفرمون . فمثلا تقوم الأنثى الغير ملقحة من جنس *Dendrictonus* بافراز رائحة تجذب الذكور والأنثى ، كذلك تفرز رائحة مماثلة بواسطة ذكور و *Ips* وفي الأخيرة فإن الفرمون ينتج من خلايا منطقة الجزء الأمامي من الأمعاء في نهاية القناة الهضمية لذا فإن نواتج الاخراج تكون جاذبة للخنفساء الأخرى . وكلا من ناخرات الأخشاب من جنس *Dendrictonus* و *Ips* تعتبر من الخنافس ناقبة الخشب فإن تأثير الفرمون يكون مزدوجا حيث يقوم بالعمل على تلاقى الجنسين كما يعمل على جذب بقية الأفراد إلى الغذاء المناسب ، وذكور حشرة *Lycus lorips* (التابعة لرتبة غمدية الاجنحة) تفرز رائحة تعمل على جذب كلا الجنسين مما ينتج عن ذلك تجمعها على أزهار النبات الذي تتغذى عليه الحشرات . ويحدث التزاوج في هذه المجموعة ولكن يكون مهم وليسب آخر وهو أن هذه الحشرة غير مستساغة الطعم ولونها أصفر مما يجعل الطيور تتجنبها بغريزة التعليم . والحشرات الغير مستساغة الطعم والتي تتميز بلون معين تتجمع في مجموعات حتى يتجنبها المفترس وذلك إستنادا على اللون وبذلك تتجنب النقص في أعدادها . وفي هذه الحالة على الأقل يكون بداية التجمع للحشرات بواسطة فرمون معين . والفرمون يلعب دورا واضحا في تجمع الحشرات التي تتبع فصيلة *Coccinellidae* عند دخولها في البيات الشتوى والتي تتزاوج قبل انتشارها مره ثانية .

الجذب الجنسي في *Bombus* : من المحتمل أن يكون الجذب الجنسي في *Bombus* يعتمد إلى حد ما على الفرمون ولكنه في هذه الحالة يأخذ شكلا مختلفا عن الأنواع الأخرى ، ففي النوع *B. Ferrestris* على سبيل المثال نجد أن الذكر يكون له دائره محده يطير حولها بصفه مستمرة ويقوم الذكر بافراز رائحة معينه من الغدد الفكية على فترات معينه يميز بها الدائرة التي تطير فيها ، ويحدث ذلك عن طريق امسك الحشرة للأشياء الموجودة في مسارها بواسطة الفكوك وقرضها وإفراز الفرمون عليها أثناء ذلك . وهذه العملية تتم في الصباح وتبقى طوال اليوم ، وبين وقت وآخر يملأ الذكر فوق النقط المعلمه لمدة قصيرة قبل أن يطير إلى النقطة التالية . ويعتقد أن الإناث تجذب بواسطة هذه الرائحة لأنها تتجذب إلى هذه الدائرة وتتابع مرور الذكور على النقط المعلمه مسبقا يؤكد أن الذكر سيقابل أى أنثى تصل إلى هذه الدائرة . وطول محيط هذه الدائرة يختلف فالحل القوى تكون قطر الدائرة التي يطير فيها أطول وقد سُجل محيط الدائرة في النوع *B. Eerrestris* بمقدار ٢٧٥ مترا والتي وجد أنها تشمل ٢٧ نقطة معلمه بالفرمون . وتطير الذكور حول هذه الدائرة ٣٧ مرة كل ٩٠ دقيقة وتظل كل دائرة محفظة بالرائحة لعدة أيام جاذبة للإناث . ولكن في الصباح نجد أن الذكر قد يحمل بعض النقاط المعلمه ويعلم نقاطا أخرى بدلا منها في نفس الدائرة . والرائحة التي تستخدم في تعليم الدوائر تعتبر متخصصة للنوع .

سبل الاتصال في نحل العسل : تتجذب شغالات النحل بعضها إلى بعض بواسطة رائحة تطلق من غده ناسانوف وتطلق هذه الرائحة عن طريق ضغط الطرف البطنى حتى تكون الغده معرضه للهواء و أحيانا

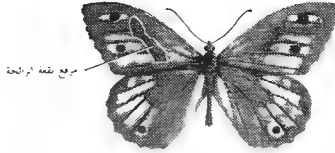
تستمر الأجنحة في اهتزازاتها أثناء ذلك مما يخلق تياراً هوائياً فوق الغدّة يصل على انتشار هذه الرائحة وتنتشر في مختلف الاتجاهات وعندما تتم التغذية على الخناثيل السكرية وفوق اطباق التغذية أو أثناء الانتقال إلى جانب آخر من الخلية فإن الشغالة التي تكون قد نجحت في الرجوع إلى المستعمرة تقف بمدخل وتضرب بأجنحتها مع إطلاق الرائحة من غده ناسانوف حتى يتم نشر الرائحة ، وكنيجة لذلك السلوك فإن الشغالة الباحثة عن الغذاء والعائدة إلى الخلية المفترزة من غده ناسانوف تعتبر متخصصة للنوع ولكن ليست متخصصة لمرعع ما أو مستعمرة ما وبالإضافة إلى ما يمكن أن تنتج في الضرب الصحيح حتى ولو كان ضرابها تخليق أن تنتج في الطريق الصحيح حتى ولو كان طيراتها لأول مرة والرائحة - سيق فإن النحل له رائحة تنمير بها كل مستعمرة وهي صفة مكتسبة وهذه عبارة عن رائحة مركبة تشتمل إفراز عدة ناسانوف مع روائح من مواد تكون الحشرات قد لا مستها أثناء نشاطها وما يمتصه الشمع المعطي لطيفة الكيوتيكال . ومثل هذه المواد تشمل اعضاء استعمرة واقراص العسل والبرقات وكذلك الأزهار التي تزورها الحشرات . لذلك فإن الرائحة الخاصة بالمستعمرة تختلف باختلاف حاله المستعمرة كما وأن لكل مستعمرة لها رائحتها المميزة الخاصة . وهذه الرائحة المميزة للمستعمرة تشجع على تعرف الأفراد بعضها لبعض وتنجذب الشغالات إلى الأزهار المميزة برائحة افراد المستعمرة التابعين لها أكثر من الأزهار الخاصة بالمستعمرات الأخرى وهذا يؤدي إلى ثبات كبير في سلوك الشغالة الباحثة عن الطعام .

٢٣ - ٤. مثيرات الشهوة Aphrodisiacs

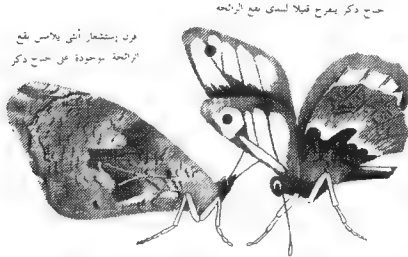
الحاذبات الجنسية لبعض حشرات حرشيفة الأجنحة تعمل على حثوث التزاوج عندما تكون بتركيز عالى ولكن في حشرات كثيرة أخرى فإن بعض الروائح الخاصة تعمل على الاستعداد لعملية التزاوج عندما يجتمع الجنسان في مكان واحد وبأى طريقة . ومثل هذه المثيرات للشهوة Aphrodisiac الجنسية يتم إفرازها غالبا بواسطة ذكور حرشيفة الأجنحة من غدد موجودة في حراشيف خاصة بأجنحه تلك الذكور . فعلى سبيل المثال فإن ذكور حشرة *Eusemens Semele* يتبع الذكر الأنثى مستخدما حاسة الرؤية المباشرة وتنطلق منه تلك الرائحة التي تتعرف بها الأنثى على الذكر ففي حاله ما إذا كانت غير ملقحة فإنها تستقر لكي تتم عملية التلقيح . وتوجد حراشيف الرائحة في الذكر على هيئة تجمعات تكون موجودة على السطح العلوي من الحناح الأمامي . وتم عملية المغازلة بين الذكر والأنثى بأن يقف الذكر بمواجهة الأنثى جنباً أمامها ويفرد الأجنحه جزئياً لكي تلامس قرون استشعار الأنثى منطقة الحراشيف التي تفرز منها مثيرات الشهوة وحينئذ تسمح الأنثى للذكر أن يلتف حولها وتم عملية التزاوج . والذكر الذي تزال منه تلك الحراشيف ويجد صعوبة بالغه في اجراء عملية التزاوج . وتوجد العدد التي تفرز مثيرات الشهوة كذلك في افراد كثيرة من رتبة شبكية ، غشائية وثائية الأجنحه ورتبة *Trichoptera* . وهذه الغدد تكون أحيانا موجودة في الذكور وفي أحيان أخرى تكون موجودة في الاناث . وبعض ذكور الصراصير تفرز مادة من غده ظهر بطنية أو صدرية تتغذى عليها الأنثى مما يجعلها تنحطى الذكر مسببه بذلك تسهيل عملية التزاوج .

٢٣ - ٥. فرمونات الجراد Phormones of locusts

يعتبر الجراد من الحشرات شبه الاجتماعية التي تفرز فرمونات معينه تعمل على التعاون والتكافل في المجتمع الحشرى . والذكور البالغه من الجراد الصحراوي والتي يكون لونها اصفرًا تعجل من وصول الاناث والذكور



شكل (٢٣ - ٧) : ذكر حشرة *Eumenis* يبدو فيه موقع الراتحة على السطح العلوي للأجنحة الأمامية (عن : ساوث سنه ١٩٤١ وبيرجن سنه ١٩٥١)



شكل (٢٣ - ٨) : ذكر حشرة *Eumenis* يلقى في اتجاه الانثى حتى يتمكن من ملاصقة بقع الراتحة (عن بيرجن سنه ١٩٥١) .

البالعه أو الغير ناضجه جنسيا إلى مرحله النضج الجنسي . والفرمون المسئول عن هذه العملية من المحتمل أن يكون إنتاجه في خلايا البشريه والتي تظهر من الذكور الناضجه . وهذه الخلايا تكون على هيئة اسطوانية وتحتوى على فراغات داخلية (شكل ٢٣ - ٩) وهذه الفرمونات تمر بعد ذلك إلى سطح الجليد عن طريق غدد البشريه والثقبوب القنوية ، وتستقبل هذه الفرمونات بواسطة الافراد الآخرين إما كرائحه أو بالتلامس المباشر والطريقة الأخيرة هي الأكثر تأثيرا ، وعند إقتراب الذكر البالغ فإن الافراد الأخرى تثار ثم تهتز قرون استشعارها وملامسها وأخيرا الأجزاء الخلفية من الفخذ . وما زالت كيفية تأثير الفرمون غير معروفة حتى الآن ولكن فعلها هو تنبيه نشاط غده الكوربورا الاناثا *Corpora allata* عن طريق الجهاز العصبي وهذا يؤدي إلى نضج الاعضاء الجنسية وظهور اللون الأصفر الزاهي في الذكور . ولا يقوم الفرمون فقط بالاسراع من عملية النضج ولكنه يؤدي أيضا

إلى حدوث النضج في المجتمع في وقت متزامن Synchronisation ويعمل كلا من الفرمون المؤخر للنضج مع الفرمون النشط لعملية النضج متزامناً على تزامن النضج الجنسي .

٢٣ - ٦ فرمونات الحشرات الاجتماعية

Pheromones of social insects

تنقسم هذه الفرمونات إلى مجموعتين طبقاً لوظائفها ، المجموعة الأولى تقوم بوظيفة الاتصال بين الشغالة والمجموعة الثانية تعمل على بقاء وتماسك المستعمرة .

٢٣ - ٦ - ١ الاتصال في النمل

اتقاء الأثر في النمل : كثير من أنواع النمل يضع رائحة على الأرض في خط سيره يمكنه بواسطتها الاستدلال على طريقه . وتنتج هذه الرائحة غده دوفور Dufour أو غده السم كما في Myrmicini أو من غدة بافان Pavan كما في Dolichoderinae أو من الممي الخلفي كما في Formicinae- Ponerne Dorylinae . ويوزع الفورمون عن طريق ابره اللسع أو حافة الاسترته البطنية السادسة أو فتحة الشرج . ويتكون الاثر اساساً من سلسلة من النقاط المفز بها الرائحة تنتج بواسطة الشعلة للنمل عن طريق ملاصقه بطن الشغالة للأرض. وهي تسير في طريقها . وفي حشرات Solenopsis تكون هذه النقاط غير مرئية ولكن في حشرة Lasius fuliginosus نقط سائلة توضع بواسطة الحشرات لذا فإن هذه البقع السائلة إذا استخدمت بواسطة عدة حشرات من النمل فإنها تندمج مكونة فيلماً مستمراً .. ومثل هذه الأنواع من الفرمونات تعتبر متخصصة للنوع . ولكن الفرمون الذي يخرج من غده السم كما في Agllini لا يكون متخصصاً (Blum, سنة ١٩١١) . وبعض الفرمونات المستخدمة في معرفة الطريق تستخدم في الاستكشاف وبعضها يستخدم لتحريف الشغالات بمصدر الطعام . وتنتج فرمونات الاستكشاف بواسطة جنود النمل كما في Dorylinae, Ponerinar وتضعها الشغالات العمياء بصورة مستمرة أثناء الطواف بحثاً عن الطعام . ومثل هذه الأنواع ليس لها عشب دائم ، ولكنها تكون مستعمرات مؤقتة في العراء ومنها تخرج للبحث عن الطعام في خطوط عمودية . والرائحة المفززة بواسطة الفرد تميز الطريق تكون غير ملموسة ولكن تجمع هذه الفرمونات في كل عمود من الأعمدة على مسار المجموعة تكون كافية للبقاء لعدة اسابيع في الظروف الجافة . وبواسطة فرمونات الاثر فإن الباحث عن الطعام تستطيع الرجوع إلى منطقة التجمع حامله معها الطعام .

كما اقترح أن الذكور بعد طيرانها تكون قادرة على العثور على الأثر ومتابعته حتى تصل إلى تجميع آخر به الملكات الجديدة حيث لا تكون قادرة على الطيران لعدم وجود اجنحه لها (أى الملكات) وتوضع ماده اتقاء الأثر بواسطة الشغالة الراجعة إلى العش بعد عثورها على مصدر الطعام أو عثورها على مكان انصب للعش . ومثل هذه المواد التي تستخدم في اتقاء الأثر توضع بواسطة افراد الأجناس Formicinae, Dolichoderina, Myrmicinae وهي تختلف عن المواد المستخدمة للاستكشاف التي يستخدمها النمل المحارب حيث أن عمرها قصير وتعتمد على الاستخدام الثابت لبقائها .

REFERENCES

- AGRELL, I. (1964). Physiological and biochemical changes during insect development. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- ALBRECHT, F. O. (1953). *The anatomy of the migratory locust*. Athlone Press, London.
- ALBRECHT, F. O. (1955). La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.); la mue d'ajustement. *J. Agric. trop. Bot. appl.* 11: 109-192.
- ALBRECHT, F. O. (1956). The anatomy of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* Serville. *Antri-Locust Bull.* no. 23, 9 pp. · figs.
- ALEXANDER, R. D. (1961). Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17: 130-223.
- ALEXANDER, R. D. (1964). The evolution of mating behaviour in arthropods. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 78-94.
- ALEXANDER, R. D. (1967). Acoustical communication in arthropods. *A. Rev. Ent.* 12: 495-526.
- ALEXANDER, R. D. and MOORE, T. E. (1962). The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magiccicada*). *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.* no. 121, 59 pp.
- ALEXANDER, R. D., MOORE, T. E. and WOODRUFF, R. E. (1963). The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles (Insecta: Coleoptera). *Anim. Behav.* 11: 111-115.
- ANDERSEN, S. O. and WEIS-FOGH, T. (1964). Resilin. A rubberlike protein in arthropod cuticle. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 1-66.
- ANDERSON, D. S. (1960). The respiratory system of the egg-shell of *Calliphora erythrocephala*. *J. Insect Physiol.* 5: 120-128.
- ANDERSON, D. S. (1965). Observations on female accessory glands of some Acridoidea, with particular reference to *Pyrgomorpha dispar* L. Bolivar. *Entomologist's mon. Mag.* 101: 16-17.
- ANDERSON, D. S. (1966). The developmental anatomy and histology of the reproductive system in Acridoidea. Ph.D. Thesis, University of London.
- ANDERSON, D. T. (1962). The embryology of *Dacus tryoni* (Frogg.) (Diptera, Trypetidae (= Tephritidae)), the Queensland fruit-fly. *J. Embryol. exp. Morph.* 10: 248-292.
- ANDERSON, D. T. (1964). The embryology of *Dacus tryoni* 3. Origins of imaginal rudiments other than the principal discs. *J. Embryol. exp. Morph.* 12: 65-75.
- ANDERSON, D. T. (1966). The comparative embryology of the Diptera. *A. Rev. Ent.* 11: 23-46.
- ANDERSON, E. (1964). Oocyte differentiation and vitellogenesis in the roach *Periplaneta americana*. *J. Cell Biol.* 20: 131-155.
- ANDERSON, J. M. (1950). A cytological and histological study of the testicular cyst-cells in the Japanese beetle. *Physiol. Zool.* 23: 308-316.

THE INSECTS: STRUCTURE AND FUNCTION

- ANDERSON, T. F. and RICHARDS, A. G. (1942). An electron microscope study of some structural colours of insects. *J. appl. Phys.* 13: 748-758.
- ANDREWARTHA, H. G. (1952). Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.* 27: 50-107.
- APPLEBAUM, S. W., JANKOVIĆ, M., GROZDANOVIĆ, J. and MARINKOVIĆ, D. (1964). Compensation for temperature in the digestive metabolism of *Tenebrio molitor* larvae. *Physiol. Zool.* 37: 90-95.
- ARVY, L. (1954). Données sur la leucopoièse chez *Musca domestica* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 29: 39-41.
- ASAHINA, E. (1966). Freezing and frost resistance in insects. in Meryman, H. T. (Ed.), *Cryobiology*. Academic Press, London.
- ASHHURST, D. E. (1965). The connective tissue sheath of the locust nervous system: its development in the embryo. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 61-74.
- ASHHURST, D. E. (1968). The connective tissues of insects. *A. Rev. Ent.* 13: 45-74.
- AUCLAIR, J. L. (1963). Aphid feeding and nutrition. *A. Rev. Ent.* 8: 439-490.
- AUTRUM, H. (1958). Electrophysiological analysis of the visual systems in insects. *Expl. Cell Res. suppl.* 5: 426-439.
- AUTRUM, H. (1963). Anatomy and physiology of sound receptors in invertebrates. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier Publishing Co., Amsterdam.
- BADE, M. L. (1964). Biosynthesis of fatty acids in the roach *Eurycotis floridana*. *J. Insect Physiol.* 10: 333-342.
- BAKER, J. M. (1963). Ambrosia beetles and their fungi with particular reference to *Platypus cylindrus*, Fab. *Symp. Soc. gen. Microbiol.* 13: 232-265.
- BALDWIN, E. (1949). *Dynamic aspects of biochemistry*. Cambridge University Press.
- BARETH, C. (1964). Structure et dépôt des spermatophores chez *Campodea remyi*. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris* 259: 1572-1575.
- BARLOW, H. B. (1952). The size of ommatidia in apposition eyes. *J. exp. Biol.* 29: 667-674.
- BARNES, O. L. (1955). Effect of food plants on the lesser migratory grasshopper. *J. econ. Ent.* 48: 119-124.
- BARRASS, R. (1960). The courtship behaviour of *Mormoniella vitripennis* Walk. (Hymenoptera, Pteromalidae). *Behaviour* 15: 185-209.
- BARTON-BROWNE, L. B. (1964). Water regulation in insects. *A. Rev. Ent.* 9: 63-82.
- BASTOCK, M. and MANNING, A. (1955). The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour* 8: 85-111.
- BATELLI, F. and STERN, L. (1913). Intensität des respiratorischen Gaswechsels der Insekten. *Biochem. Z.* 56: 50-58.
- BAWA, S. R. (1964). Electron microscope study of spermiogenesis in a fire-brat insect, *Thermobia domestica* Pack. I. Mature spermatozoon. *J. Cell Biol.* 23: 431-446.
- BEAMENT, J. W. L. (1946a). The formation and structure of the chorion of the egg in an hemipteran, *Rhodnius prolixus*. *Q. Jl microsc. Sci.* 87: 393-439.
- BEAMENT, J. W. L. (1946b). The waterproofing process in eggs of *Rhodnius prolixus* Ståhl. *Proc. R. Soc. B*, 133: 407-418.
- BEAMENT, J. W. L. (1947). The formation and structure of the micropylar complex in the egg-shell of *Rhodnius prolixus* Ståhl. (Heteroptera Reduviidae). *J. exp. Biol.* 23: 213-233.
- BEAMENT, J. W. L. (1959). The waterproofing mechanism of arthropods. I. The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial insects and ticks. *J. exp. Biol.* 36: 391-422.
- BEAMENT, J. W. L. (1960). Wetting properties of insect cuticle. *Nature, Lond.* 186: 408-409.
- BEAMENT, J. W. L. (1961). The waterproofing mechanism of arthropods. II. The

REFERENCES

- permeability of the cuticle of some aquatic insects. *J. exp. Biol.* 38: 277-290.
- BEAMENT, J. W. L. (1964). The active transport and passive movement of water in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 67-130.
- BEARD, R. L. (1950). Experimental observations on coagulation of insect haemolymph. *Physiol. Zool.* 23: 47-57.
- BEARD, R. L. (1953). Circulation; in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
- BEARD, R. L. (1963). Insect toxins and venoms. *A. Rev. Ent.* 8: 1-18.
- BEENAKKERS, A. M. T. (1965). Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect Physiol.* 11: 879-888.
- BEERMANN, W. and CLEVER, W. (1964). Chromosome puffs. *Scient. Am.* 210, no. 4: 50-58.
- BENNET-CLARK, H. C. and LUCEY, E. C. A. (1967). The jump of the flea: A study of the energetics and a model of the mechanism. *J. exp. Biol.* 47: 59-76.
- BENTLEY, D. R. and KUTSCH, W. (1966). The neuromuscular mechanism of stridulation in crickets (Orthoptera: Gryllidae). *J. exp. Biol.* 45: 151-164.
- BERLAND, L. and GRASSÉ, P.-P. (1951). Super-ordre des Neuroptéroïdes. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie* vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- BERRIDGE, M. J. (1965a). The physiology of excretion in the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus* Signoret I. Anatomy, water excretion and osmoregulation. *J. exp. Biol.* 43: 511-521.
- BERRIDGE, M. J. (1965b). The physiology of excretion in the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus* Signoret III. Nitrogen excretion and excretory metabolism. *J. exp. Biol.* 43: 535-552.
- BICK, G. H. and SULZBACH, D. (1966). Reproductive behaviour of the damselfly, *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 14: 156-158.
- BILLARD, G. and BRUYANT, C. (1905). Sur un mode particulier de locomotion de certains *Stenus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 59: 102-103.
- BISHOP, D. W. (1962). Sperm motility. *Physiol. Rev.* 42: 1-59.
- BLACKITH, R. E., DAVIES, R. G. and MOY, E. A. (1963). A biometric analysis of development in *Dysdercus fasciatus* Sign. (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *Growth* 27: 317-334.
- BLEST, A. D. (1957). The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209-256.
- BLEST, A. D. and COLLETT, T. S. (1965). Micro-electrode studies of the medial protocerebrum of some Lepidoptera—I. Responses to simple, binocular visual stimulation. *J. Insect Physiol.* 11: 1079-1103.
- BLEST, A. D., COLLETT, T. S. and PYE, J. D. (1963). The generation of ultrasonic signals by a New World arctiid moth. *Proc. R. Soc. B*, 158: 196-207.
- BLOCH, D. P. and BRACK, S. D. (1964). Evidence for the cytoplasmic synthesis of nuclear histone during spermiogenesis in the grasshopper *Chortophaga viridifasciata* (De Geer). *J. Cell Biol.* 22: 327-340.
- BLUM, M. S. (1966). The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone*, *Monomorium* and *Huberia*, and their relation to those of some other ants. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 41: 155-160.
- BODENSTEIN, D. (1950). The postembryonic development of *Drosophila*. in Demerec, M. (Ed.), *Biology of Drosophila*. Wiley & Sons, New York.
- BOECKH, J., KAISLING, K. E. and SCHNEIDER, D. (1965). Insect olfactory receptors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30: 263-280.
- BOETTIGER, E. G. (1960). Insect flight muscles and their basic physiology. *A. Rev. Ent.* 5: 1-16.

THE INSECTS: STRUCTURE AND FUNCTION

- BONHAG, P. F. (1956). The origin and distribution of periodic acid-Schiff-positive substances in the oocyte of the earwig, *Anisolabis maritima* (Géné). *J. Morph.* 99: 433-463.
- BONHAG, P. F. (1958). Ovarian structure and vitellogenesis in insects. *A. Rev. Ent.* 3: 137-160.
- BONHAG, P. F. and ARNOLD, W. J. (1961). Histology, histochemistry and tracheation of the ovariole sheaths in the American cockroach, *Periplaneta americana* (L.). *J. Morph.* 108: 107-129.
- BONHAG, P. F. and WICK, J. R. (1953). The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera: Lygaeidae). *J. Morph.* 93: 177-283.
- BOURGOGNE, J. (1951). Ordre des Lépidoptères. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- BRADY, J. (1967a). Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach. I. The role of the corpora cardiaca, brain and stress. *J. exp. Biol.* 47: 153-163.
- BRADY, J. (1967b). Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach. II. The role of the sub-oesophageal ganglion and ventral nerve cord. *J. exp. Biol.* 47: 165-178.
- BRIAN, M. V. and BRIAN, A. D. (1952). The wasp *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 103: 1-26.
- BRINKHURST, R. O. (1959a). Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *J. Anim. Ecol.* 28: 211-230.
- BRINKHURST, R. O. (1959b). Studies on the functional morphology of *Gerris najas* De Geer (Hem. Het. Gerridae). *Proc. zool. Soc. Lond.* 133: 531-559.
- BRINKHURST, R. O. (1963). Observations on wing-polymorphism in the Heteroptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 38: 15-22.
- BROCHER, F. (1919). Les organes pulsatile méso-et métatergaux des Lépidoptères. *Archs Zool. exp. gén.* 58: 149-171.
- BROOKS, M. A. (1963a). The microorganisms of healthy insects. in Steinhaus, E. A. (Ed.), *Insect pathology* vol. 1. Academic Press, New York.
- BROOKS, M. A. (1963b). Symbiosis and aposymbiosis in arthropods. *Symp. Soc. gen. Microbiol.* 13: 200-231.
- BROUGHTON, W. B. (1963). Method in bio-acoustic terminology. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- BROUGHTON, W. B. (1964). Function of the 'mirror' in tettigonioid Orthoptera. *Nature, Lond.* 201: 949-950.
- BROUGHTON, W. B. (Ed.) (1965). *Colour and Life*. Institute of Biology, London.
- BROWER, L. P. and JONES, M. A. (1965). Precourtship interaction of wing and abdominal sex glands in male *Danaus* butterflies. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 40: 147-151.
- BROWN, A. W. A. (1958). Factors which attract *Aedes* mosquitoes to humans. *Proc. Xth Int. Congr. Ent.* 3: 757-764.
- BROWN, E. S. (1965). Notes on the migration and direction of flight of *Eurygaster* and *Aelia* species (Hemiptera, Pentatomidae) and their possible bearing on invasions of cereal crops. *J. Anim. Ecol.* 34: 93-108.
- BROWN, R. G. B. (1965). Courtship in the *Drosophila obscura* group. II. Comparative studies. *Behaviour* 25: 281-323.
- BROWNING, T. O. (1965). Observations on the absorption of water, diapause and embryogenesis in the eggs of the cricket *Teleogryllus commodus* (Walker). *J. exp. Biol.* 43: 433-439.
- BROWNING, T. O. and FORREST, W. W. (1960). The permeability of the shell of the egg of *Acheta commodus* Walker (Orthoptera, Gryllidae). *J. exp. Biol.* 37: 213-217.
- BRUES, C. T. (1946). *Insect dietary. An account of the food habits of insects*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- BRUNET, P. C. J. (1952). The formation of the ootheca by *Periplaneta americana* II. The

REFERENCES

- structure and function of the left colleterial gland. *Q. Jl Microsc. Sci.* 93: 47-69.
- BÜCHER, Th. (1965). Formation of the specific structural and enzymic pattern of the insect flight muscle. in Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.
- BUCHTHAL, F., WEIS-FOGH, T. and ROSENFALCK, P. (1957). Twitch contractions of isolated flight muscle of locusts. *Acta physiol. scand.* 39: 246-276.
- BUCK, J. B. (1948). The anatomy and physiology of the light organ in fireflies. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 49: 397-483.
- BUCK, J. B. (1953). Physical properties and chemical composition of insect blood. in Roeder, K. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
- BUCK, J. (1958). Cyclic CO₂ release in insects. IV. A theory of mechanism. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 114: 118-140.
- BUCK, J. (1962). Some physical aspects of insect respiration. *A. Rev. Ent.* 7: 27-56.
- BUCK, J. and KEISTER, M. (1955). Further studies of gas-filling in the insect tracheal system. *J. exp. Biol.* 32: 681-691.
- BURKHARDT, D. (1960). Action potentials in the antennae of the blowfly (*Calliphora erythrocephala*) during mechanical stimulation. *J. Insect Physiol.* 4: 138-145.
- BURKHARDT, D. (1962). Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 86-109.
- BURKHARDT, D. (1964). Colour discrimination in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 131-174.
- BURSELL, E. (1956). The polypneustic lobes of the tsetse larva (*Glossina*, Diptera). *Proc. R. Soc. B*, 144: 275-286.
- BURSELL, E. (1957). The effect of humidity on the activity of tsetse flies. *J. exp. Biol.* 34: 42-51.
- BURSELL, E. (1960). Loss of water by excretion and defaecation in the tsetse fly. *J. exp. Biol.* 37: 689-697.
- BURSELL, E. (1961). Post-teneral development of the thoracic musculature in tsetse flies. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 36: 69-74.
- BURSELL, E. (1964a). Environmental aspects: temperature. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- BURSELL, E. (1964b). Environmental aspects: humidity. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- BURSELL, E. and JACKSON, C. H. N. (1957). Notes on the choriothete and milk gland of *Glossina* and *Hippobosca* (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 32: 30-34.
- BURTT, E. D. and UVAROV, B. P. (1944). Changes in wing pigmentation during the adult life of Acrididae (Orthoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 19: 7-8.
- BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1962a). A diffraction theory of insect vision. I. An experimental investigation of visual acuity and image formation in the compound eyes of three species of insects. *Proc. R. Soc. B*, 157: 53-82.
- BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1962b). The resolving power of the compound eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 72-85.
- BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1966). Image formation and sensory transmission in the compound eye. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 2-46.
- BUTLER, C. G. (1962). *The world of the honeybee*. Collins, London.
- BUTLER, C. G. (1964a). Recent work on the swarm cluster and on the behaviour of honeybee drones in the field. *Proc. R. ent. Soc. Lond. C*, 29: 12-13.
- BUTLER, C. G. (1964b). Pheromones in sexual processes in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 66-77.
- BUTLER, C. G. (1965). Sex attraction in *Andrena flavipes* Panzer (Hymenoptera: Apidae) with some observations on nest-site restriction. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 40: 77-80.
- BUTLER, C. G. (1967). Insect pheromones. *Biol. Rev.* 42: 42-87.

THE INSECTS: STRUCTURE AND FUNCTION

- BUTLER, C. G. and PATON, P. N. (1962). Inhibition of queen rearing by queen honeybees (*Apis mellifera* L.) of different ages. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 37: 114-116.
- BUXTON, P. A. (1955). *The natural history of tsetse flies*. Lewis & Co., London.
- CALLAHAN, P. S. (1965). A photoelectric-photographic analysis of flight behaviour in the corn earworm, *Heliothis zea*, and other moths. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 159-169.
- CALLAHAN, P. S. (1965a). Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part I. Evidences for a far infrared (FIR) electromagnetic theory of communication and sensing in moths and its relationship to the limiting biosphere of the corn earworm. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 727-745.
- CALLAHAN, P. S. (1965b). Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part II. The compound eye of the corn earworm, *Heliothis zea*, and other moths as a mosaic optic-electromagnetic thermal radiometer. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 746-755.
- CAMPBELL, J. I. (1961). The anatomy of the nervous system of the mesothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. *Proc. zool. Soc. Lond.* 137: 403-432.
- CANDY, D. J. and KILBY, B. A. (1962). Studies on chitin synthesis in the desert locust. *J. exp. Biol.* 39: 129-140.
- CARAYON, J. (1953a). Organe de Ribaga et fécondation hémocoelienne chez les *Xylocoris* du groupe *galactinus* (Hemipt. Anthocoridae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 236: 1099-1101.
- CARAYON, J. (1953b). Existence d'un double orifice génital et d'un tissu conducteur des spermatozoïdes chez les Anthocorinae (Hemipt. Anthocoridae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 236: 1206-1208.
- CARAYON, J. (1964). Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 259: 4815-4818.
- CARLISLE, D. B. and ELLIS, P. E. (1962). Endocrine glands and phase in locusts. *Symp. genet.* 10: 219-224.
- CARPENTER, G. D. H. and FORD, E. B. (1933). *Mimicry*. Methuen, London.
- CARSON, H. L. (1945). A comparative study of the apical cell of the insect testis. *J. Morph.* 77: 141-155.
- CARTHY, J. D. (1958). *An introduction to the behaviour of invertebrates*. Allen and Unwin, London.
- CAZAL, P. (1948). Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). *Bull. biol. Fr. Belg. suppl.* 32: 227 pp.
- CHADWICK, L. E. (1953a). The motion of the wings. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- CHADWICK, L. E. (1953b). Aerodynamics and flight metabolism. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- CHANDLEY, A. C. (1966). Studies on oogenesis in *Drosophila melanogaster* with ³H-thymidine label. *Expl. Cell Res.* 44: 201-215.
- CHAO, H.-F. (1953). The external morphology of the dragonfly *Onychogomphus ardens* Needham. *Smithson. misc. Collns.* 122, no. 6: 1-56.
- CHAPMAN, K. M. (1965). Campaniform sensilla on the tactile spines of the legs of the cockroach. *J. exp. Biol.* 42: 191-203. no. 6: 1-56.
- CHAPMAN, R. F. (1957). Observations on the feeding of adults of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* (Serville)). *Br. J. Anim. Behav.* 5: 60-75.
- CHAPMAN, R. F. (1958). A field study of the potassium concentration in the blood of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.), in relation to its activity. *Anim. Behav.* 6: 60-67.
- CHAPMAN, R. F. (1959a). Observations on the flight activity of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serville). *Behaviour* 14: 300-334.
- CHAPMAN, R. F. (1959b). Field observations on the behaviour of hoppers of the red

REFERENCES

- locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville). *Anti-Locust Bull.* no. 33, 51 pp.
- CHAPMAN, R. F. (1959c). Some observations on *Pachyophthalmus africa* Curran (Diptera: Calliphoridae), a parasite of *Eumenes maxillosus* De Geer (Hymenoptera: Eumenidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 34: 1-6.
- CHAPMAN, R. F. (1961). Some experiments to determine the methods used in host-finding by the tsetse fly, *Glossina medicorum* Austen. *Bull. ent. Res.* 52: 83-97.
- CHAPMAN, R. F. (1964). The structure and wear of the mandibles in some African grasshoppers. *Proc. zool. Soc. Lond.* 142: 107-121.
- CHAPMAN, R. F. (1965). The behaviour of nymphs of *Schistocerca gregaria* (Forsskal) (Orthoptera, Acrididae) in a temperature gradient, with special reference to temperature preference. *Behaviour* 24: 283-317.
- CHAPMAN, R. F. and ROBERTSON, I. A. D. (1958). The egg pods of some tropical African grasshoppers. *J. ent. Soc. Sth. Afr.* 21: 85-112.
- CHEFURKA, W. (1965a). Intermediary metabolism of carbohydrates in insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- CHEFURKA, W. (1965b). Intermediary metabolism of nitrogenous and lipid compounds in insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- CHEFURKA, W. (1965c). Some comparative aspects of the metabolism of carbohydrates in insects. *A. Rev. Ent.* 10: 345-382.
- CHEN, P. S. (1966). Amino acid and protein metabolism in insect development. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 53-132.
- CHEN, P. S. and BACHMANN-DIEM, C. (1964). Studies on the transamination reactions in the larval fat body of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 10: 819-830.
- CHEN, P. S. and LEVENBOOK, L. (1966). Studies on the haemolymph proteins of the blowfly *Phormia regina*-I. Changes in ontogenetic patterns. *J. Insect Physiol.* 12: 1595-1609.
- CHEN, S. H. (1946). Evolution of the insect larva. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 97: 381-404.
- CHURCH, N. S. (1960a). Heat loss and the body temperatures of flying insects. I. Heat loss by evaporation of water from the body. *J. exp. Biol.* 37: 171-185.
- CHURCH, N. S. (1960b). Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. *J. exp. Biol.* 37: 186-212.
- CLARE, S. and TAUBER, O. E. (1942). Circulation of haemolymph in the wings of the cockroach *Blattella germanica* L. III. Circulation in the articular membrane: the significance of this membrane, the pteralia, and wing folds as directive and speed controlling mechanisms in wing circulation. *Iowa St. Coll. J. Sci.* 16: 349-356.
- CLARKE, K. U. (1957a). On the increase in linear size during growth in *Locusta migratoria* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 32: 35-39.
- CLARKE, K. U. (1957b). On the role of the tracheal system in the post-embryonic growth of *Locusta migratoria* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 32: 67-79.
- CLARKE, K. U. (1960). Studies on the relationships between air temperature and the internal body temperature of *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.* 5: 23-36.
- CLARKE, K. U. (1967). Insects and temperature. in Rose, A. H. (Ed.), *Thermobiology*. Academic Press, London.
- CLARKE, K. U. and GILLOTT, C. (1967a). Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria* L. I. The effect on protein metabolism. *J. exp. Biol.* 46: 13-25.
- CLARKE, K. U. and GILLOTT, C. (1967b). Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria* L. II. Ribonucleic acid synthesis. *J. exp. Biol.* 46: 27-34.

THE INSECTS: STRUCTURE AND FUNCTION

- CLARKE, K. U. and LANGLEY, P. A. (1963). Studies on the initiation of growth and moulting in *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. IV. The relationship between the stomatogastric nervous system and neurosecretion. *J. Insect Physiol.* 9: 423-430.
- CLAUSEN, C. P. (1940). *Entomophagous insects*. McGraw Hill, New York.
- CLEGG, J. S. and EVANS, D. R. (1961). The physiology of blood trehalose and its function during flight in the blowfly. *J. exp. Biol.* 38: 771-792.
- CLEMENTS, A. N. (1959). Studies on the metabolism of locust fat body. *J. exp. Biol.* 36: 665-675.
- CLEMENTS, A. N. (1963). *The physiology of mosquitoes*. Pergamon Press, Oxford.
- CLEVER, U. (1965). The effect of ecdysone on gene activity patterns in giant chromosomes. in Karlson, P. (Ed.), *Mechanisms of hormone action*. Academic Press, London.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1962). Bioclimatic observations in the Red Sea hills and coastal plain, a major habitat of the desert locust. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 37: 27-34.
- COLES, G. C. (1965). The haemolymph and moulting in *Rhodnius prolixus* Stål. *J. Insect Physiol.* 11: 1317-1323.
- COLHOUN, E. H. (1963). The physiological significance of acetylcholine in insects and observations upon other pharmacologically active substances. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 1-46.
- COLLINS, H. R. and RICHTER, K. M. (1961). Ordinary and electron microscope studies on mitochondrial ultrastructural transformations attending spermatogenesis in the notonectid, *Buena sp.* *Anat. Rec.* 139: 297-298.
- COMSTOCK, J. H. (1918). *The wings of insects*. Comstock publishing Co., New York.
- COOK, W. C. (1926). The effectiveness of certain paraffin derivatives in attracting flies. *J. agric. Res.* 32: 347-358.
- CORBET, P. (1962). *A biology of dragonflies*. Witherby Ltd., London.
- CORBET, P. S. and HADDOW, A. J. (1962). Diptera swarming high above the forest canopy in Uganda, with special reference to Tabanidae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 114: 267-284.
- CORBET, P. S., LONGFIELD, C. and MOORE, N. W. (1960). *Dragonflies*. Collins, London.
- COTT, H. B. (1957). *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London.
- COTTRELL, C. B. (1962a). The imaginal ecdysis of blowflies. Observations on the hydrostatic mechanisms involved in digging and expansion. *J. exp. Biol.* 39: 431-448.
- COTTRELL, C. B. (1962b). The imaginal ecdysis of blowflies. Evidence for a change in the mechanical properties of the cuticle at expansion. *J. exp. Biol.* 39: 449-458.
- COTTRELL, C. B. (1964). Insect ecdysis with particular emphasis on cuticular hardening and darkening. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 175-218.
- COUNCE, S. J. (1961). The analysis of insect embryogenesis. *A. Rev. Ent.* 6: 295-312.
- COUNCE, S. J. (1963). Developmental morphology of polar granules in *Drosophila* including observations on pole cell behaviour and distribution during embryogenesis. *J. Morph.* 112: 129-145.
- CRAGG, J. B. and COLE, P. (1956). Laboratory studies on the chemosensory reactions of blowflies. *Ann. appl. Biol.* 44: 478-491.
- CRAIG, R. (1960). The physiology of excretion in the insect. *A. Rev. Ent.* 5: 53-68.
- CRISP, D. J. (1964). Plastron respiration. *Recent Prog. Surf. Sci.* 2: 377-425.
- CROMARTIE, R. I. T. (1959). Insect pigments. *A. Rev. Ent.* 4: 59-76.
- CROMBIE, A. C. (1942). On oviposition, olfactory conditioning and host selection in *Rhizopertha dominica* Fab. (Insecta, Coleoptera). *J. exp. Biol.* 18: 62-79.
- CROWSON, R. A. (1960). The phylogeny of Coleoptera. *A. Rev. Ent.* 5: 111-134.
- DADD, R. H. (1960a). The nutritional requirements of locusts. I. Development of synthetic diets and lipid requirements. *J. Insect Physiol.* 4: 319-347.
- DADD, R. H. (1960b). The nutritional requirements of locusts. II. Utilisation of sterols.

REFERENCES

- J. Insect Physiol.* 5: 161-168.
- DADD, R. H. (1960c). The nutritional requirements of locusts. III. Carbohydrate requirements and utilisation. *J. Insect Physiol.* 5: 301-316.
- DADD, R. H. (1961a). The nutritional requirements of locusts. IV. Requirements for vitamins of the B complex. *J. Insect Physiol.* 6: 1-12.
- DADD, R. H. (1961b). The nutritional requirements of locusts. V. Observations on essential fatty acids, chlorophyll, nutritional salt mixtures, and the protein or amino acid components of synthetic diets. *J. Insect Physiol.* 6: 126-145.
- DADD, R. H. (1961c). Observations on the effects of carotene on the growth and pigmentation of locusts. *Bull. ent. Res.* 52: 63-81.
- DADD, R. H. (1963). Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 47-111.
- DADD, R. H. (1964). A study of carbohydrate and lipid nutrition in the wax moth, *Galleria mellonella* (L.), using partially synthetic diets. *J. Insect Physiol.* 10: 161-178.
- DANILEVSKII, A. S. (1965). *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- DAS, C. C., KAUFMANN, B. P. and GAY, H. (1964). Histone-protein transition in *Drosophila melanogaster*. I. Changes during spermatogenesis. *Expl Cell Res.* 35: 507-514.
- DASS, C. M. S. and RIS, H. (1958). Submicroscopic organisation of the nucleus during spermiogenesis in the grasshopper. *J. biophys. biochem. Cytol.* 4: 129-132.
- DAVEY, J. T. (1959). The African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* Rch. and Frm., Orth.) in the Central Niger Delta. Part two. The ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. *Locusta* 7: 1-180.
- DAVEY, K. G. (1958). The migration of spermatozoa in the female of *Rhodnius prolixus* Stal. *J. exp. Biol.* 35: 694-701.
- DAVEY, K. G. (1960). The evolution of spermatophores in insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 35: 107-113.
- DAVEY, K. G. (1964). The control of visceral muscles in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 219-245.
- DAVEY, K. G. (1965a). *Reproduction in the insects*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- DAVEY, K. G. (1965b). Copulation and egg-production in *Rhodnius prolixus*: the role of the spermathecae. *J. exp. Biol.* 42: 373-378.
- DAVEY, K. G. and TREHERNE, J. E. (1963a). Studies on crop function in the cockroach (*Periplaneta americana* L.) I. The mechanism of crop-emptying. *J. exp. Biol.* 40: 763-773.
- DAVEY, K. G. and TREHERNE, J. E. (1963b). Studies on crop functions in the cockroach (*Periplaneta americana* L.) II. The nervous control of crop-emptying. *J. exp. Biol.* 40: 775-780.
- DAVEY, P. M. (1954). Quantities of food eaten by the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), in relation to growth. *Bull. ent. Res.* 45: 539-551.
- DAVID, W. A. L. and GARDINER, B. O. C. (1962). Oviposition and the hatching of the eggs of *Pieris brassicae* (L.) in a laboratory culture. *Bull. ent. Res.* 53: 91-109.
- DAVIES, L. (1965). On spermatophores in Simuliidae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 40: 30-34.
- DAVIES, R. G. (1966). The postembryonic development of *Hemimerus vicinus*, Rehn & Rehn (Dermaptera: Hemimeridae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 41: 67-77.
- DAVIS, H. (1961). Some principles of sensory receptor action. *Physiol. Rev.* 41: 391-416.
- DAVIS, N. T. (1964). Studies on the reproductive physiology of Cimicidae (Hemiptera)—I. Fecundation and egg maturation. *J. Insect Physiol.* 10: 947-963.
- DAY, M. F. (1941). Pigment migration in the eyes of the moth, *Ephesia kuehniella* Zelle. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 80: 275-291.
- DAY, M. F. and WATERHOUSE, D. F. (1953). The mechanism of digestion. in Roeder,

- K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
- DEBAISIEUX, P. (1938). Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. *Cellule* 47: 77-202.
- DELPHIN, F. (1965). The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of *Schistocerca gregaria* Forskål (Orthoptera: Acrididae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 117: 167-214.
- DENIS, R. (1949). Sous-classe des Aptérygotes. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 9. Masson et Cie., Paris.
- DENNELL, R. (1946). A study of an insect cuticle: the larval cuticle of *Sarcophaga falcata* Pand. (Diptera). *Proc. R. Soc. B*, 133: 348-373.
- DENNELL, R. (1947). A study of an insect cuticle: the formation of the puparium of *Sarcophaga falcata* Pand. (Diptera). *Proc. R. Soc. B*, 134: 79-110.
- DENNELL, R. and MALEK, S. R. A. (1955). The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana* II. The epicuticle. *Proc. R. Soc. B*, 143: 239-257.
- DETHIER, V. G. (1942). The dioptric apparatus of the lateral ocelli. I. The corneal lens. *J. cell. comp. Physiol.* 19: 301-313.
- DETHIER, V. G. (1943). The dioptric apparatus of the lateral ocelli. II. Visual capacities of the ocellus. *J. cell. comp. Physiol.* 22: 115-126.
- DETHIER, V. G. (1947a). The response of hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor. *J. exp. Zool.* 105: 199-207.
- DETHIER, V. G. (1947b). *Chemical insect attractants and repellants*. Lewis & Co., London.
- DETHIER, V. G. (1953). Chemoreception. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- DETHIER, V. G. (1962). Chemoreceptor mechanisms in insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 180-196.
- DETHIER, V. G. (1963). *The physiology of insect senses*. Methuen, London.
- DETHIER, V. G. (1966). Feeding behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 46-58.
- DETHIER, V. G. and CHADWICK, L. E. (1948). Chemoreception in insects. *Physiol. Rev.* 28: 220-254.
- DETHIER, V. G., EVANS, D. R. and RHOADES, M. V. (1956). Some factors controlling the ingestion of carbohydrates by the blowfly. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 111: 204-222.
- DETHIER, V. G. and GELPERIN, A. (1967). Hyperphagia in the blowfly. *J. exp. Biol.* 47: 191-200.
- DICKINS, G. R. (1936). The scent glands of certain Phycitidae (Lepidoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 85: 331-362.
- DIGBY, P. S. B. (1955). Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *J. exp. Biol.* 32: 279-298.
- DIGBY, P. S. B. (1958a). Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to light and radiant heat, with special reference to adaptation. *J. exp. Biol.* 35: 1-19.
- DIGBY, P. S. B. (1958b). Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to wind speed, with special reference to adaptation. *J. exp. Biol.* 35: 776-795.
- DIXEY, F. A. (1932). The plume-scales of the Pierinae. *Trans. ent. Soc. Lond.* 80: 57-75.
- DOWNES, J. A. (1955). Observations on the swarming flight and mating of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106: 213-236.
- DOWNES, J. A. (1958). The feeding habits of biting flies and their significance in classification. *A. Rev. Ent.* 3: 249-266.
- DRUMMOND, F. H. (1953). The eversible vesicles of *Campodea* (Thysanura). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 28: 145-148.
- DUMORTIER, B. (1963a). Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- DUMORTIER, B. (1963b). The physical characteristics of sound emissions in Arthropoda.

REFERENCES

- in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- DUPONT-RAABE, M. (1957). Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les insectes. *Arch. Zool. exp. gén.* 94: 61-294.
- DUPORTE, E. M. (1946). Observations on the morphology of the face in insects. *J. Morph.* 79: 371-417.
- DUPORTE, E. M. (1957). The comparative morphology of the insect head. *A. Rev. Ent.* 2: 55-70.
- EASSA, Y. E. E. (1953). The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae* Linn. (Lepidoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 39-50.
- EASTHAM, L. E. S. (1930). The formation of germ layers in insects. *Biol. Rev.* 5: 1-29.
- EASTHAM, L. E. S. and EASSA, Y. E. E. (1955). The feeding mechanism of the butterfly *Pieris brassicae* L. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 239: 1-43.
- EDNEY, E. B. (1957). *The water relations of terrestrial arthropods*. Cambridge University Press.
- EDWARDS, G. A. (1953). Respiratory metabolism. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
- EDWARDS, G. A. (1960). Insect micromorphology. *A. Rev. Ent.* 5: 17-34.
- EDWARDS, G. A., RUSKA, H. and HARVEN, E. de (1958). The fine structure of insect tracheoblasts, tracheae and tracheoles. *Arch. Biol.* 69: 351-369.
- EDWARDS, J. S. (1961). On the reproduction of *Prionoplus reticularis* (Coleoptera, Cerambycidae), with general remarks on reproduction in the Cerambycidae. *Q. Jl microsc. Sci.* 102: 519-529.
- EDWARDS, J. S. (1963). Arthropods as predators. *Viewpoints in Biology* 2: 85-114.
- EDWARDS, J. S. (1964). Diuretic function of the labial glands in adult giant silk moths, *Hyalophora cecropia*. *Nature, Lond.* 203: 668-669.
- EDWARDS, R. L. (1955). The host-finding and oviposition behaviour of *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. *Behaviour* 7: 88-112.
- EISNER, T. (1953). The histology of a sense organ in the labial palps of Neuroptera. *J. Morph.* 93: 109-121.
- EISNER, T. and KAFATOS, F. C. (1962). Defence mechanisms of arthropods. X. A pheromone promoting aggregation in an aposematic distasteful insect. *Psyche, Camb.* 69: 53-61.
- ELLIS, P. E. (1951). The marching behaviour of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the laboratory. *Anti-Locust Bull.* no. 7, 46 pp.
- ELLIS, P. E. and CARLISLE, D. B. (1961). The prothoracic gland and colour change in locusts. *Nature, Lond.* 190: 368-369.
- ELLIS, P. E. and HOYLE, G. (1954). A physiological interpretation of the marching of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.). *J. exp. Biol.* 31: 271-279.
- ELTRINGHAM, H. (1913). On the scent apparatus in the male of *Amauris niavius* Linn. *Trans. ent. Soc. Lond.* 1913, 399-406.
- ELTRINGHAM, H. (1933). *The senses of insects*. Methuen, London.
- EMDEN, F. I. van (1946). Egg-bursters in some more families of polyphagous beetles and some general remarks on egg-bursters. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 21: 89-97.
- ENGELMANN, F. (1968). Endocrine control of reproduction in insects. *A. Rev. Ent.* 13: 1-27.
- ERIKSEN, C. H. (1963). Respiratory regulation in *Ephemera simulans* (Walker) and *Hexagenia limbata* (Serville) (Ephemeroptera). *J. exp. Biol.* 40: 455-468.
- ESCHENBERG, K. M. and DUNLAP, H. L. (1966). The histology and histochemistry of oogenesis in the water strider, *Gerris remigis* Say. *J. Morph.* 118: 297-316.

- EVANS, A. C. (1939). The utilisation of food by certain lepidopterous larvae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 89: 13-22.
- EVANS, W. A. L. and PAYNE, D. W. (1964). Carbohydases of the alimentary tract of the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.* 10: 657-674.
- EVANS, W. G. (1964). Infra-red receptors in *Melanophila acuminata* DeGeer. *Nature, Lond.* 202: 211.
- EWING, A. W. (1964). The influence of wing area on the courtship behaviour of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 12: 316-320.
- EWING, A. and HOYLE, G. (1965). Neuronal mechanisms underlying control of sound production in a cricket: *Acheta domestica*. *J. exp. Biol.* 43: 139-153.
- FAHMY, O. G. (1952). The cytology and genetics of *Drosophila subobscura*. VI. Maturation, fertilisation and cleavage in normal eggs and in the presence of the cross-over suppressor gene. *J. Genet.* 50: 486-506.
- FINLAYSON, L. H. and LOWENSTEIN, O. (1958). The structure and function of abdominal stretch receptors in insects. *Proc. R. Soc. B*, 148: 433-449.
- FINLAYSON, L. H. and MOWAT, D. J. (1963). Variations in histology of abdominal stretch receptors of saturniid moths during development. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 243-251.
- FLANDERS, S. E. (1942). Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ann. ent. Soc. Am.* 35: 251-266.
- FLORKIN, M. and JEUNIAUX, C. (1964). Haemolymph: composition. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- FOX, D. L. (1953). *Animal biochromes and structural colours*. Cambridge University Press.
- FOX, H. M. and VEVERS, G. (1960). *The nature of animal colours*. Sidgwick and Jackson, London.
- FRAENKEL, G. and BLEWETT, M. (1944). The utilisation of metabolic water in insects. *Bull. ent. Res.* 35: 127-139.
- FRAENKEL, G. S. and GUNN, D. L. (1940). *The orientation of animals*. Oxford University Press.
- FRAENKEL, G. and HSIAO, C. (1965). Bursicon, a hormone which mediates tanning of the cuticle in the adult fly and other insects. *J. Insect Physiol.* 11: 513-556.
- FREE, J. B. and BUTLER, C. G. (1959). *Bumblebees*. Collins, London.
- FRENCH, R. A. (1965). Long range dispersal of insects in relation to synoptic meteorology. *Proc. XIIth. Int. Congr. Ent.* 418-419.
- FRIEND, W. G. (1958). Nutritional requirements of phytophagous insects. *A. Rev. Ent.* 3: 57-74.
- FRIEND, W. G., SALKELD, E. H. and STEVENSON, I. L. (1959). Nutrition of onion maggots, larvae of *Hylemya antiqua* (Meig.), with reference to other members of the genus *Hylemya*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 384-393.
- FRINGS, H. and FRINGS, M. (1949). The loci of contact chemoreceptors in insects. *Am. Midl. Nat.* 41: 602-658.
- FRISCH, K. von (1950). *Bees. Their vision, chemical senses, and language*. Cornell University Press, New York.
- FRISCH, K. von, LINDAUER, M. and DAUMER, K. (1960). Über die Wahrnehmung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge. *Experientia* 16: 289-301.
- GABE, L. (1966). *Neurosecretion*. Pergamon Press, London.
- GANAGARAJAH, M. (1965). The neuro-endocrine complex of adult *Nebria brevicollis* (F.) and its relation to reproduction. *J. Insect Physiol.* 11: 1377-1388.
- GANGWERE, S. K. (1960). Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Ent.* 92: 911-915.

REFERENCES

- GARDNER, A. E. (1960). A key to the larvae of the British Odonata. in Corbet, P. S., Longfield, C. and Moore, N. W., *Dragonflies*. Collins, London.
- GERE, G. (1956). Investigations concerning the energy turn-over of the *Hyphantria cunea* Drury caterpillars. *Opusc. zool. Bpest.* 1: 29-32.
- GEROULD, J. H. (1938). Structure and action of the heart of *Bombyx mori* and other insects. *Acta zool., Stockh.* 19: 297-352.
- GETTRUP, E. (1962). Thoracic proprioceptors in the flight systems of locusts. *Nature, Lond.* 193: 498-499.
- GETTRUP, E. (1963). Phasic stimulation of a thoracic stretch receptor in locusts. *J. exp. Biol.* 40: 323-333.
- GETTRUP, E. (1965). Sensory mechanisms in locomotion. The campaniform sensilla of the insect wing and their function during flight. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 30: 615-622.
- GETTRUP, E. (1966). Sensory regulation of wing twisting in locusts. *J. exp. Biol.* 44: 1-16.
- GEYER-DUSZYNSKA, I. (1959). Experimental research on chromosome elimination in Cecidomyiidae (Diptera). *J. exp. Zool.* 141: 391-447.
- GHILAROV, M. S. (1949). The peculiarities of the soil as an environment and its significance in the evolution of insects. (in Russian). Moskva, Leningrad.
- GILBERT, L. I. (1964). Physiology of growth and development: endocrine aspects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- GILBERT, L. I. and SCHNEIDERMAN, H. A. (1961). Some biochemical aspects of insect metamorphosis. *Am. Zoologist* 1: 11-51.
- GILBY, A. R. (1965). Lipids and their metabolism in insects. *A. Rev. Ent.* 10: 141-160.
- GILL, K. S. (1964). Epigenetics of the promorphology of the egg in *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.* 155: 91-104.
- GILLETT, J. D. and WIGGLESWORTH, V. B. (1932). The climbing organ of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera; Reduviidae). *Proc. R. Soc. B*, 111: 364-376.
- GILMOUR, D. (1961). *The biochemistry of insects*. Academic Press, New York and London.
- GILMOUR, D. (1965). *The metabolism of insects*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- GILMOUR, D. and ROBINSON, P. M. (1964). Contraction in glycerinated myofibrils of an insect (Orthoptera, Acrididae). *J. Cell Biol.* 21: 385-396.
- GIVEN, B. B. (1954). Evolutionary trends in the Thynninae with special reference to feeding habits of Australian species. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 105: 1-10.
- GOLDSMITH, T. H. (1962). Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey-bee. *J. Cell Biol.* 14: 489-494.
- GOLDSMITH, T. H. (1964). The visual system of insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- GOLDSMITH, T. H. and PHILPOTT, D. E. (1957). The microstructure of the compound eyes of insects. *J. biophys. biochem. Cytol.* 3: 429-438.
- GOLDSMITH, T. H. and WARNER, L. T. (1964). Vitamin A in the vision of insects. *J. Gen. Physiol.* 47: 433-441.
- GOODCHILD, A. J. P. (1963a). Some new observations on the intestinal structures concerned with water disposal in sap-sucking Hemiptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 217-237.
- GOODCHILD, A. J. P. (1963b). Studies on the functional anatomy of the intestines of Heteroptera. *Proc. zool. Soc. Lond.* 141: 851-910.
- GOODCHILD, A. J. P. (1966). Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biol. Rev.* 41: 97-140.
- GOODHUE, D. (1963). Some differences in the passage of food through the intestines of the desert and migratory locusts. *Nature, Lond.* 200: 288-289.
- GOODMAN, L. J. (1960). The landing responses of insects. 1. The landing response of the

- fly, *Lucilia sericata*, and other Calliphorinae. *J. exp. Biol.* 37: 854-878.
- GOODMAN, L. J. (1965). The role of certain optomotor reactions in regulating stability in the rolling plane during flight in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. exp. Biol.* 42: 385-408.
- GOODWIN, T. W. (1952). The biochemistry of locust pigmentation. *Biol. Rev.* 27: 439-460.
- GORDON, H. T. (1959). Minimal nutritional requirements of the German roach *Blattella germanica* L. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 290-351.
- GRASSÉ, P.-P. (1949). Ordre des Isoptères ou termites. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 9. Masson et Cie., Paris.
- GRASSÉ, P.-P. (1952a). La symbiose flagellés—termites. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 1. Masson et Cie., Paris.
- GRASSÉ, P.-P. (1952b). Roles des flagellés symbiotiques chez les blattes et les termites. *Tijdschr. Ent.* 95: 70-80.
- GRASSÉ, P.-P. and GHARAGOZLOU, I. (1963). L'ergastoplasme et la genèse des protéines dans le tissu adipeux royal du termite à cou jaune. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 257: 3546-3548.
- GRASSÉ, P.-P. and GHARAGOZLOU, I. (1964). Sur une nouvelle sorte de cellules du tissu adipeux royal de *Calotermes flavicollis* (Insecte isoptère): l'endolophocyte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 258: 1045-1047.
- GRAY, E. G. (1960). The fine structure of the insect ear. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 243: 75-94.
- GRAY, J. (1944). Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. *J. exp. Biol.* 20: 88-116.
- GRAY, J. (1953). Undulatory propulsion. *Q. Jl microsc. Sci.* 94: 551-578.
- GRÉGOIRE, C. (1951). Blood coagulation in arthropods. II. Phase contrast microscopic observations on haemolymph coagulation in sixty-one species of insects. *Blood* 6: 1173-1198.
- GRÉGOIRE, C. (1964). Haemolymph coagulation. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- GREGORY, G. E. (1965). The formation and fate of the spermatophore in the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Fairmaire. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 117: 33-66.
- GRESSITT, J. L., COATSWORTH, J. and YOSHIMOTO, C. M. (1962). Air-borne insects trapped on 'Monsoon expedition'. *Pacif. Insects* 4: 319-323.
- GRIFFIN, D. R., WEBSTER, F. A. and MICHAEL, C. R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. *Anim. Behav.* 8: 141-154.
- GUNN, D. L. and HOPF, H. S. (1942). The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie. (Coleoptera, Ptinidae), a pest of stored products. II. The amount of locomotory activity in relation to experimental and to previous temperatures. *J. exp. Biol.* 18: 278-289.
- GUNN, D. L. and HUNTER-JONES, P. (1952). Laboratory experiments on phase differences in locusts. *Anti-Locust Bull.* no. 12: 1-29.
- HACKMAN, R. H. (1953). Chemistry of insect cuticle. 1. The water-soluble proteins. *Biochem. J.* 54: 362-367.
- HACKMAN, R. H. (1964). Chemistry of the insect cuticle. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- HADDOW, A. J. (1961). Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest, Uganda. VII. The biting behaviour of mosquitoes and tabanids. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 315-335.
- HADDOW, A. J. and CORBET, P. S. (1961). Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest, Uganda. V. Swarming activity above the forest. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 284-300.

REFERENCES

- HAGAN, H. R. (1951). *Embryology of the viviparous insects*. Ronald Press Co., New York.
- HAGEN, K. S. (1962). Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *A. Rev. Ent.* 7: 289-326.
- HAMAMURA, Y., HAYASHIYA, K., NAITO, K., MATSUURA, K. and NISHIDA, J. (1962). Food selection by silkworm larvae. *Nature, Lond.* 194: 754-755.
- HAMILTON, A. G. (1936). The relation of humidity and temperature to the development of three species of African locusts—*Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.), *Schistocerca gregaria* (Forsk.), *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 85: 1-60.
- HAMILTON, A. G. (1950). Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African locusts—*Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 101: 1-58.
- HAMILTON, A. G. (1955). Parthenogenesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 30: 103-114.
- HAMILTON, A. G. (1964). The occurrence of periodic and continuous discharge of carbon dioxide by male desert locusts (*Schistocerca gregaria* Forsk.) measured by an infra-red gas analyser. *Proc. R. Soc. B*, 160: 373-395.
- HARKER, J. E. (1960). Internal factors controlling the suboesophageal ganglion neuro-secretory cycle in *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.* 37: 164-170.
- HARKER, J. E. (1961). Diurnal rhythms. *A. Rev. Ent.* 6: 131-146.
- HARKER, J. E. (1964). *The physiology of diurnal rhythms*. Cambridge University Press.
- HARKER, J. E. (1965). The effect of a biological clock on the development rate of *Drosophila* pupae. *J. exp. Biol.* 42: 323-337.
- HARMSSEN, R. (1966). The excretory role of pteridines in insects. *J. exp. Biol.* 45: 1-13.
- HARTLEY, J. C. (1961). The shell of acridid eggs. *Q. Jl microsc. Sci.* 102: 249-255.
- HARTLEY, J. C. (1962). The egg of *Tetrix* (Tetrigidae, Orthoptera), with a discussion on the probable significance of the anterior horn. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 253-259.
- HARTLEY, J. C. (1965). The structure and function of the egg-shell of *Deraeocoris ruber* L. (Heteroptera, Miridae). *J. Insect Physiol.* 11: 103-109.
- HARTLINE, H. K., WAGNER, H. G. and RATLIFF, F. (1956). Inhibition in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.* 39: 651-673.
- HARVEY, W. R. (1962). Metabolic aspects of insect diapause. *A. Rev. Ent.* 7: 57-80.
- HARVEY, W. R. and HASKELL, J. A. (1966). Metabolic control mechanisms in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 133-206.
- HASEGAWA, K. and YAMASHITA, O. (1965). Studies on the mode of action of the diapause hormone in the silkworm, *Bombyx mori* L. VI. The target organ of the diapause hormone. *J. exp. Biol.* 43: 271-277.
- HASKELL, P. T. (1956). Hearing in certain Orthoptera. II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation. *J. exp. Biol.* 33: 767-776. 1.
- HASKELL, P. T. (1957a). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 1. Analysis of the stridulation of, and behaviour between, males. *Anim. Behav.* 5: 139-148.
- HASKELL, P. T. (1957b). The influence of flight noise on behaviour in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *J. Insect Physiol.* 1: 52-75.
- HASKELL, P. T. (1958). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 2. Stridulation of females and their behaviour with males. *Anim. Behav.* 6: 27-42.
- HASKELL, P. T. (1960a). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 3. The influence of the gonads. *Anim. Behav.* 8: 76-81.
- HASKELL, P. T. (1960b). The sensory equipment of the migratory locust. *Symp. zool. Soc. Lond.* 3: 1-23.
- HASKELL, P. T. (1961). *Insect sounds*. Witherby, London.

- HASKELL, P. T. (1964). Sound production. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- HASKELL, P. T. (1966). Flight behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 29-45.
- HASKELL, P. T. and MOORHOUSE, J. E. (1963). A blood-borne factor influencing the activity of the central nervous system of the desert locust. *Nature, Lond.* 197: 56-58.
- HASKELL, P. T., PASKIN, M. W. J. and MOORHOUSE, J. E. (1962). Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the desert locust. *J. Insect Physiol.* 8: 53-78.
- HATHAWAY, D. S. and SELMAN, G. G. (1961). Certain aspects of cell lineage and morphogenesis studied in embryos of *Drosophila melanogaster* with an ultra-violet microbeam. *J. Embryol. exp. Morph.* 9: 310-325.
- HAYWARD, K. J. (1953). Migration of butterflies in Argentina during the spring and summer of 1951-52. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 28: 63-73.
- HEATH, J. E. and ADAMS, P. A. (1965). Temperature regulation in the sphinx moth during flight. *Nature, Lond.* 205: 309-310.
- HENSON, H. (1932). The development of the alimentary canal in *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the Malpighian tubules of insects. *Q. Jl microsc. Sci.* 75: 283-305.
- HENSON, H. (1944). The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis* (Orthoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 19: 73-91.
- HENSON, H. (1946). The theoretical aspect of insect metamorphosis. *Biol. Rev.* 21: 1-14.
- HERING, E. M. (1951). *Biology of leaf miners*. Junk, 's-Gravenhage.
- HEROLD, R. C. and BOREI, H. (1963). Cytochrome changes during honeybee flight muscle development. *Devl Biol.* 8: 67-79.
- HEUVAL, M. J. van den (1963). The effect of rearing temperature on the wing length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 197-216.
- HEWITT, C. G. (1914). *The house-fly, Musca domestica* Linn. Cambridge University Press.
- HEYWOOD, R. B. (1965). Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis. *J. Insect Physiol.* 11: 413-430.
- HIGHNAM, K. C. (1958a). Activity of the brain corpora cardiaca system during pupal diapause 'break' in *Mimas tiliae* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 99: 73-88.
- HIGHNAM, K. C. (1958b). Activity of the corpora allata during pupal diapause in *Mimas tiliae* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 99: 171-180.
- HIGHNAM, K. C. (1961). The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Q. Jl microsc. Sci.* 102: 27-38.
- HIGHNAM, K. C. (1964). Endocrine relationships in insect reproduction. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 26-42.
- HIGHNAM, K. C., HILL, L. and GINGELL, D. J. (1965). Neurosecretion and water balance in the male desert locust (*Schistocerca gregaria*). *J. Zool.* 147: 201-215.
- HIGHNAM, K. C., LÜSIS, O. and HILL, L. (1963). Factors affecting oöcyte resorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Insect Physiol.* 9: 827-837.
- HILDRETH, P. E. and LUCESI, J. C. (1963). Fertilisation in *Drosophila*. I. Evidence for the regular occurrence of monospermy. *Devl Biol.* 6: 262-278.
- HILL, L. (1962). Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. *J. Insect Physiol.* 8: 609-619.
- HINTON, H. E. (1946). A new classification of insect pupae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 116: 282-328.
- HINTON, H. E. (1947). On the reduction of functional spiracles in the aquatic larvae of the Holometabola, with notes on the moulting process of spiracles. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 98: 449-473.

REFERENCES

- HINTON, H. E. (1948a). Sound production in lepidopterous pupae. *Entomologist* 81: 254-269.
- HINTON, H. E. (1948b). On the origin and function of the pupal stage. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 99: 395-409.
- HINTON, H. E. (1955). On the structure, function, and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms theory. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106: 455-545.
- HINTON, H. E. (1957). The structure and function of the spiracular gill of the fly *Taphrophila vitripennis*. *Proc. R. Soc. B*, 147: 90-120.
- HINTON, H. E. (1959). How the indirect flight muscles of insects grow. *Sci. Prog., Lond.* 47: 321-333.
- HINTON, H. E. (1960a). Plastron respiration in the eggs of blowflies. *J. Insect Physiol.* 4: 176-183.
- HINTON, H. E. (1960b). Cryptobiosis in the larva of *Polypedium vanderplanki* Hint. (Chironomidae). *J. Insect Physiol.* 5: 286-300.
- HINTON, H. E. (1961a). The structure and function of the respiratory horns of the eggs of some flies. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 243: 45-73.
- HINTON, H. E. (1961b). The structure and function of the egg-shell in the Nepidae (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 7: 224-257.
- HINTON, H. E. (1962a). The fine structure and biology of the egg-shell of the wheat bulb fly *Leptohylemyia coarctata*. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 243-251.
- HINTON, H. E. (1962b). Respiratory systems of insect egg-shells. *Sci. Prog., Lond.* 50: 96-113.
- HINTON, H. E. (1963a). The ventral ecdysial lines of the head of endopterygote larvae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 39-61.
- HINTON, H. E. (1963b). The origin and function of the pupal stage. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 38: 77-85.
- HINTON, H. E. (1964a). Sperm transfer in insects and the evolution of haemocoelic insemination. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 95-107.
- HINTON, H. E. (1964b). The respiratory efficiency of the spiracular gill of *Simulium*. *J. Insect Physiol.* 10: 73-80.
- HINTON, H. E. (1966a). Respiratory adaptations of the pupae of beetles of the family Psephenidae. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 251: 211-245.
- HINTON, H. E. (1966b). The spiracular gill of the fly *Eutanyderus* (Tanyderidae). *Aust. J. Zool.* 14: 365-369.
- HINTON, H. E. and COLE, S. (1965). The structure of the egg-shell of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae*. *Ann. appl. Biol.* 56: 1-6.
- HOCKING, B. (1953). The intrinsic range and speed of flight of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 223-345.
- HODGKIN, A. L. (1958). Ionic movements and electrical activity in giant nerve fibres. *Proc. R. Soc. B*, 148: 1-37.
- HODGSON, E. S. (1958). Chemoreception in arthropods. *A. Rev. Ent.* 3: 19-36.
- HODGSON, E. S. (1964). Chemoreception. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- HOLDGATE, M. W. (1955). The wetting of insect cuticles by water. *J. exp. Biol.* 32: 591-617.
- HOLLICK, F. S. J. (1941). The flight of the dipterous fly *Muscina stabulans* Fallén. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 230: 357-390.
- HOPKINS, C. R. (1964). The histochemistry and fine structure of the accessory nuclei in the oocyte of *Bombus terrestris*. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 475-480.
- HOPKINS, C. R. and KING, P. E. (1964). Egg resorption in *Nasomia vitripennis* (Walker)

- (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 39: 101-107.
- HOPKINS, C. R. and KING, P. E. (1966). An electron-microscopical and histochemical study of the oocyte periphery in *Bombus terrestris* during vitellogenesis. *J. Cell Sci.* 1: 201-216.
- HOPKINS, G. H. E. (1950). The host-associations of the lice of mammals. *Proc. zool. Soc. Lond.* 119: 387-604.
- HORRIDGE, G. A. (1956). The flight of very small insects. *Nature, Lond.* 178: 1334-1335.
- HORRIDGE, G. A. (1961). Pitch discrimination in locusts. *Proc. R. Soc. B*, 155: 218-231.
- HORRIDGE, G. A. (1965). The Arthropoda. in Bullock, T. H. and Horridge, G. A. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates*. Freeman & Co., San Francisco.
- HORRIDGE, G. A. and BARNARD, P. B. T. (1965). Movement of palisade in locust retinula cells when illuminated. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 131-135.
- HORRIDGE, G. A., SCHOLLES, J. H., SHAW, S. and TUNSTALL, J. (1965). Extracellular recordings from single neurones in the optic lobe and brain of the locust. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- HOUSE, H. L. (1959). Nutrition of the parasitoid *Pseudosarcophaga affinis* (Fall.) and other insects. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 394-405.
- HOUSE, H. L. (1961). Insect nutrition. *A. Rev. Ent.* 6: 13-26.
- HOUSE, H. L. (1963). Nutritional diseases. in Steinhaus, E. A. (Ed.), *Insect pathology*. vol. 1. Academic Press, New York.
- HOUSE, H. L. (1965a). Digestion. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- HOUSE, H. L. (1965b). Insect nutrition. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- HOUSE, H. L. (1966). Effects and interactions of varied levels of temperature, amino acids, and a vitamin on the rate of larval development in the fly *Pseudosarcophaga affinis*. *J. Insect Physiol.* 12: 1493-1501.
- HOWDEN, G. F. and KILBY, B. A. (1960). Biochemical studies on insect haemolymph—I. Variations in reducing power with age and the effect of diet. *J. Insect Physiol.* 4: 258-269.
- HOWE, R. W. (1967). Temperature effects on embryonic development in insects. *A. Rev. Ent.* 12: 15-42.
- HOWSE, P. E. (1962a). Certain aspects of intercommunication in *Zootermopsis angusticollis* and other termites. Ph.D. Thesis, University of London.
- HOWSE, P. E. (1962b). The perception of vibration by the subgenual organ in *Zootermopsis angusticollis* Emerson and *Periplaneta americana*. *Experientia* 18: 457-458.
- HOWSE, P. E. (1964). An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.* 10: 409-424.
- HOYLE, G. (1954). Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) during food deprivation and the effect on neuromuscular activity. *J. exp. Biol.* 31: 260-270.
- HOYLE, G. (1955a). Neuromuscular mechanisms of a locust skeletal muscle. *Proc. R. Soc. B*, 143: 343-367.
- HOYLE, G. (1955b). The effects of some common cations on neuromuscular transmission in insects. *J. Physiol., Lond.* 127: 90-103.
- HOYLE, G. (1956). Sodium and potassium changes occurring in the haemolymph of insects at the time of moulting and their physiological consequences. *Nature, Lond.* 178: 1236-1237.
- HOYLE, G. (1960). The action of carbon dioxide gas on an insect spiracular muscle. *J. Insect Physiol.* 4: 63-79.

REFERENCES

- HOYLE, G. (1961). Functional contracture in a spiracular muscle. *J. Insect Physiol.* 7: 305-314.
- HOYLE, G. (1964). Exploration of neuronal mechanisms underlying behaviour in insects. in Reiss, R. F. (Ed.), *Neural theory and modeling*. Stanford University Press.
- HOYLE, G. (1965a). Neural control of skeletal muscle. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- HOYLE, G. (1965b). Neurophysiological studies on 'learning' in headless insects. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- HUBER, F. (1963). The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- HUBER, F. (1965). Neural integration (central nervous system). in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- HUDSON, B. N. A. (1956). The behaviour of the female mosquito in selecting water for oviposition. *J. exp. Biol.* 33: 478-492.
- HUGHES, G. M. (1952). The co-ordination of insect movements. I. The walking movements of insects. *J. exp. Biol.* 29: 267-284.
- HUGHES, G. M. (1958). The co-ordination of insect movements. III. Swimming in *Dytiscus*, *Hydrophilus*, and a dragonfly nymph. *J. exp. Biol.* 35: 567-583.
- HUGHES, G. M. (1965a). Locomotion: terrestrial. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- HUGHES, G. M. (1965b). Neuronal pathways in the insect central nervous system. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- HUGHES, G. M. and MILL, P. J. (1966). Patterns of ventilation in dragonfly larvae. *J. exp. Biol.* 44: 317-334.
- HUGHES, R. D. (1960). Induction of diapause in *Erioischia brassicae* Bouche (Diptera, Anthomyiidae). *J. exp. Biol.* 37: 218-223.
- HUNTER, A. S. (1966). Effects of temperature on *Drosophila* III. Respiration of *D. willistoni* and *D. hydei* grown at different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 19: 171-177.
- HUNTER-JONES, P. (1964). Egg development in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in relation to the availability of water. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 39: 25-33.
- HUNTER-JONES, P. (1966). Studies on the genus *Schistocerca* with special reference to development. Ph.D. Thesis, University of London.
- HUSSEIN, M. (1937). The effect of temperature on locust activity. *Bull. Minist. Agric. Egypt tech. scient. Serv.* no. 184, 55 pp.
- HUSSEY, P. B. (1927). Studies on the pleuropodia of *Belostoma flumineum* Say and *Ranatra fusca* Palisot de Beauvois, with a discussion of these organs in other insects. *Entomologica am.* 7: 1-81.
- HUXLEY, A. F. and HUXLEY, H. E. (1964). A discussion on the physical and chemical basis of muscular contraction. *Proc. R. Soc. B*, 160: 434-542.
- HUXLEY, H. E. (1965). The mechanism of muscular contraction. *Scient. Am.* 213, no. 6: 18-27.
- HUXLEY, H. E. and HANSON, J. (1960). The molecular basis of contraction in cross-striated muscles. in Bourne, G. H. (Ed.), *The structure and function of muscle*. vol. 1. Academic Press, London.
- IKEDA, K. and BOETTIGER, E. G. (1965). Studies on the flight mechanism of insects. III. The innervation and electrical activity of the basalar fibrillar flight muscle of the beetle, *Oryctes rhinoceros*. *J. Insect Physiol.* 11: 791-802.

- IMMS, A. D. (1940). On the antennal musculature in insects and other arthropods. *Q. Jl microsc. Sci.* 81: 273-320.
- IMMS, A. D. (1947). *Insect natural history*. Collins, London.
- IMMS, A. D. (1957). *A general textbook of entomology*. 9th edition revised by Richards and Davies. Methuen, London.
- JACKSON, D. J. (1952). Observations on the capacity for flight of water beetles. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 27: 57-70.
- JACKSON, D. J. (1958). Egg-laying and egg-hatching in *Agabus bipustulatus* L., with notes on oviposition in other species of *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 110: 53-80.
- JACKSON, D. J. (1960). Observations on egg-laying in *Ilybius fuliginosus* Fabricius and *I. ater* Degeer (Coleoptera: Dytiscidae), with an account of the female genitalia. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 112: 37-52.
- JACKSON, D. J. (1966). Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera: Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera) III. The adult life and sex ratio. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 118: 23-49.
- JACOBSON, M. (1965). *Insect sex attractants*. Wiley & Sons, New York.
- JAGO, N. D. (1963). Some observations on the life cycle of *Eyprepocnemis plorans meridionalis* Uvarov, 1921, with a key for the separation of nymphs at any instar. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 38: 113-124.
- JANDER, R. (1963). Insect orientation. *A. Rev. Ent.* 8: 95-114.
- JEANNEL, R. (1949). Ordre des Coléoptéroïdes. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 9. Masson et Cie., Paris.
- JENKIN, P. M. (1966). Apolysis and hormones in the moulting cycles of Arthropoda. *Annls Endocr.* 27: 331-341.
- JENKIN, P. M. and HINTON, H. E. (1966). Apolysis in arthropod moulting cycles. *Nature, Lond.* 211: 871-872.
- JENSEN, M. (1956). Biology and physics of locust flight. III. The aerodynamics of locust flight. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 239: 511-552.
- JENSEN, M. and WEIS-FOGH, T. (1962). Biology and physics of locust flight. V. Strength and elasticity of locust cuticle. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 245: 137-169.
- JEWELL, B. R. and RÜEGG, J. C. (1966). Oscillatory contraction of insect fibrillar muscle after glycerol extraction. *Proc. R. Soc. B*, 164: 428-459.
- JOHANNSEN, O. A. and BUTT, F. H. (1941). *Embryology of insects and myriapods*. McGraw-Hill, New York.
- JOHANNSSON, A. S. (1964). Feeding and nutrition in reproductive processes in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 43-55.
- JOHNSON, B. (1957). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids—I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. *J. Insect Physiol.* 1: 248-256.
- JOHNSON, B. (1959). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids—II. Histology and control of muscle breakdown. *J. Insect Physiol.* 3: 367-377.
- JOHNSON, B. (1962). Neurosecretion and the transport of secretory material from the corpora cardiaca in aphids. *Nature, Lond.* 196: 1338-1339.
- JOHNSON, B. (1963). A histological study of neurosecretion in aphids. *J. Insect Physiol.* 9: 727-739.
- JOHNSON, B. (1966). Ultrastructure of probable sites of release of neurosecretory materials in an insect *Calliphora vicina* Fabr. (Diptera). *Gen. comp. Endocrin.* 6: 99-108.
- JOHNSON, C. G. (1954). Aphid migration in relation to weather. *Biol. Rev.* 29: 87-118.
- JOHNSON, C. G. (1965). Migration. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*.

REFERENCES

- vol. 2. Academic Press, New York.
- JOHNSON, C. G. (1966). A functional system of adaptive dispersal by flight. *A. Rev. Ent.* 11: 233-260.
- JOHNSON, C. G. and TAYLOR, L. R. (1957). Periodism and energy summation with special reference to flight rhythms in aphids. *J. exp. Biol.* 34: 209-221.
- JOHNSTONE, G. W. (1964). Stridulation by larval Hydropsychidae, (Trichoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 39: 146-150.
- JONES, B. M. (1956a). Endocrine activity during insect embryogenesis. Function of the ventral head glands in locust embryos (*Locustana pardalina* and *Locusta migratoria*, Orthoptera). *J. exp. Biol.* 33: 174-185.
- JONES, B. M. (1956b). Endocrine activity during embryogenesis. Control of events in development following the embryonic moult (*Locusta migratoria* and *Locustana pardalina*, Orthoptera). *J. exp. Biol.* 33: 685-696.
- JONES, J. C. (1954a). The heart and associated tissues of *Anopheles quadrimaculatus* Say (Diptera: Culicidae). *J. Morph.* 94: 71-123.
- JONES, J. C. (1954b). A study of mealworm hemocytes with phase contrast microscopy. *Ann. ent. Soc. Am.* 47: 308-315.
- JONES, J. C. (1956). The hemocytes of *Sarcophaga bullata* Parker. *J. Morph.* 99: 233-257.
- JONES, J. C. (1962). Current concepts concerning insect hemocytes. *Am. Zoologist* 2: 209-246.
- JONES, J. C. (1964). The circulatory system of insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- JONES, J. C. (1965). The hemocytes of *Rhodnius prolixus* Stål. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 129: 282-294.
- JONES, J. C. and WHEELER, R. E. (1965). Studies on spermathecal filling in *Aedes aegypti* (Linnaeus). I. Description. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 129: 134-150.
- JONES, M. D. R. (1964). Inhibition and excitation in the acoustic behaviour of *Pholidoptera*. *Nature, Lond.* 203: 322-323.
- JONES, M. D. R. (1966). The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoaptera*. I. Alternation, synchronism and rivalry between males. *J. exp. Biol.* 45: 15-30.
- JUDSON, C. L. and HOKAMA, Y. (1965). Formation of the line of dehiscence in aedine mosquito eggs. *J. Insect Physiol.* 11: 337-345.
- JUDSON, C. L., HOKAMA, Y. and HAYDOCK, I. (1965). The physiology of hatching of aedine mosquito eggs: some larval responses to the hatching stimulus. *J. Insect Physiol.* 11: 1169-1177.
- KALMUS, H. and HOCKING, B. (1960). Behaviour of *Aedes* mosquitoes in relation to blood-feeding and repellants. *Entomologia exp. appl.* 3: 1-26.
- KALMUS, H. and RIBBANDS, C. R. (1952). The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. *Proc. R. Soc. B*, 140: 50-59.
- KANWISHER, J. W. (1966). Tracheal gas dynamics in pupae of the cecropia silkworm. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 130: 96-105.
- KARLSON, P. (1963). Chemistry and biochemistry of insect hormones. *Angew. Chem.* 2: 175-182.
- KARLSON, P. and BUTENANDT, A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects. *A. Rev. Ent.* 4: 39-58.
- KARLSON, P. and SEKERIS, C. E. (1966). Ecdysone, an insect steroid hormone, and its mode of action. *Recent Prog. in Hormone Res.* 22: 473-493.
- KATSUKI, Y. and SUGA, N. (1960). Neural mechanism of hearing in insects. *J. exp. Biol.* 37: 279-290.
- KAYE, J. S. (1962). Acrosome formation in the house cricket. *J. Cell Biol.* 12: 411-431.

- KAYE, J. S. and McMASTER-KAYE, R. (1966). The fine structure and chemical composition of nuclei during spermiogenesis in the house cricket. I. Initial stages of differentiation and the loss of nonhistone protein. *J. Cell Biol.* 31: 159-179.
- KEELE, C. A. and NEIL, E. (1961). *Samson Wright's applied physiology*. Oxford University Press, London.
- KEILIN, D. (1916). Sur la viviparité chez les Diptères et sur les larves de Diptères vivipares. *Archs. Zool. exp. gén.* 55: 393-415.
- KEILIN, D. (1944). Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera. *Parasitology* 36: 1-66.
- KEILIN, D. and WANG, Y. L. (1946). Haemoglobin of *Gastrophilus* larvae. Purification and properties. *Biochem. J.* 40: 855-866.
- KEISTER, M. L. (1948). The morphogenesis of the tracheal system of *Sciara*. *J. Morph.* 83: 373-424.
- KEISTER, M. and BUCK, J. (1964). Respiration: some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- KENNEDY, J. S. (1939). The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)) (Orthopt.) in an outbreak centre. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 89: 385-542.
- KENNEDY, J. S. (1951). The migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 235: 163-290.
- KENNEDY, J. S. (1956). Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.* 31: 349-370.
- KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1951). Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding performances and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Ann. appl. Biol.* 38: 25-64.
- KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1963a). Free flight of aphids in the laboratory. *J. exp. Biol.* 40: 67-85.
- KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1963b). Co-ordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on the settling responses. *J. exp. Biol.* 40: 351-369.
- KENNEDY, J. S. and STROYAN, H. L. G. (1959). Biology of aphids. *A. Rev. Ent.* 4: 139-160.
- KERR, W. E. (1962). Genetics of sex determination. *A. Rev. Ent.* 7: 157-176.
- KESSEL, R. G. (1961). Cytological studies on the suboesophageal body cells and pericardial cells in embryos of the grasshopper, *Melanoplus differentialis differentialis* (Thomas). *J. Morph.* 109: 289-321.
- KETTLEWELL, H. B. D. (1961). The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. *A. Rev. Ent.* 6: 245-262.
- KEVAN, D. K. McE. (1955). Méthodes inhabituelles de production de son chez les Orthoptères. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Colloques sur l'acoustique des Orthoptères. Annls Épiphyt.* fasc. hors. série.
- KEY, K. H. L. and DAY, M. F. (1954a). A temperature-controlled physiological colour response in the grasshopper *Kosciuscola tristis* Sjost. (Orthoptera: Acrididae). *Aust. J. Zool.* 2: 309-339.
- KEY, K. H. L. and DAY, M. F. (1954b). The physiological mechanism of colour change in the grasshopper *Kosciuscola tristis* Sjost. (Orthoptera: Acrididae). *Aust. J. Zool.* 2: 340-363.
- KHALIFA, A. (1949). The mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. *Q. Jl microsc. Sci.* 90: 281-292.
- KHALIFA, A. (1950a). Spermatophore production in *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 25: 33-42.
- KHALIFA, A. (1950b). Spermatophore production in *Blattella germanica* L. (Orthoptera: Blattidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 25: 53-61.

REFERENCES

- KHAN, T. R. and FRASER, A. (1962). Neurosecretion in the embryo and later stages of the cockroach (*Periplaneta americana* L.). *Mem. Soc. Endocr.* 12: 349-369.
- KILBY, B. A. (1963). The biochemistry of insect fat body. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 112-174.
- KIM, C.-W. (1959). The differentiation centre inducing the development from larval to adult leg in *Pieris brassicae* (Lepidoptera). *J. Embryol. exp. Morph.* 7: 572-582.
- KIMMINS, D. E. (1950). Ephemeroptera. *Handbk Ident. Br. Insects* 1, part 9.
- KING, P. E. (1962). The structure and action of the spermatheca in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 37: 73-75.
- KING, R. C. (1964). Studies on early stages of insect oogenesis. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 13-25.
- KING, R. C. and AGGARWAL, S. K. (1965). Oogenesis in *Hyalophora cecropia*. *Growth* 29: 17-83.
- KLOOT, W. G. van der (1960). Neurosecretion in insects. *A. Rev. Ent.* 5: 35-52.
- KOCH, E. A. and KING, R. C. (1966). The origin and early differentiation of the egg chamber of *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.* 119: 283-303.
- KRAUSE, G. and SANDER, K. (1962). Ooplasmic reaction systems in insect embryogenesis. *Adv. Morphogenesis* 2: 259-303.
- KRIJGSMAN, B. J. (1952). Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of arthropods. *Biol. Rev.* 27: 320-346.
- KROEGER, H. and LEZZI, M. (1966). Regulation of gene action in insect development. *A. Rev. Ent.* 11: 1-22.
- KROGH, A. and WEIS-FOGH, T. (1951). The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*), before, during and after flight. *J. exp. Biol.* 28: 342-357.
- KUIPER, J. W. (1962). The optics of the compound eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 58-71.
- KUK-MEIRI, S., LICHTENSTEIN, N., SHULOV, A. and PENER, M. P. (1966). Cathepsin-type proteolytic activity in the developing eggs of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. and F.). *Comp. Biochem. Physiol.* 18: 783-795.
- LAI-FOOK, J. (1967). The structure of developing muscle insertions in insects. *J. Morph.* 123: 503-528.
- LAMBORN, W. A. (1911). Instances of mimicry, protective resemblance, etc. from the Lagos district. *Proc. ent. Soc. Lond.* 1911: 46-47.
- LANDOLT, A. M. and RIS, H. (1966). Electron microscope studies on soma-somatic interneuronal junctions in the corpus pedunculatum of the wood ant (*Formica lugubris* Zett.). *J. cell Biol.* 28: 391-403.
- LANE, C. and ROTHSCCHILD, M. (1965). A case of Müllerian mimicry of sound. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 40: 156-158.
- LARSEN, J. R. (1962). The fine structure of the labellar chemosensory hairs of the blowfly, *Phormia regina* Meig. *J. Insect Physiol.* 8: 683-691.
- LARSEN, J. R. (1963). Fine structure of the interpseudo-tracheal papillae of the blowfly. *Science, N.Y.* 139: 347.
- LAWRENCE, P. A. (1966a). Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) (Hemiptera). *J. Cell Sci.* 1: 475-498.
- LAWRENCE, P. A. (1966b). The hormonal control of the development of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* Dall. *J. exp. Biol.* 44: 507-522.
- LEE, R. M. (1961). The variation of blood volume with age in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *J. Insect Physiol.* 6: 36-51.
- LEES, A. D. (1955). *The physiology of diapause in arthropods*. Cambridge University Press.
- LEES, A. D. (1961). Clonal polymorphism in aphids. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 68-79.
- LEES, A. D. (1964). The location of the photoperiodic receptors in the aphid *Megoura viciae* Buckton. *J. exp. Biol.* 41: 119-134.

THE INSECTS: STRUCTURE AND FUNCTION

- LEES, A. D. (1966). The control of polymorphism in aphids. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 207-277.
- LEES, A. D. (1967). The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *J. Insect Physiol.* 13: 289-318.
- LESTON, D. (1957). The stridulatory mechanisms in terrestrial species of Hemiptera Heteroptera. *Proc. zool. Soc. Lond.* 128: 369-386.
- LESTON, D. and PRINGLE, J. W. S. (1963). Acoustic behaviour of Hemiptera. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- LEVENBOOK, L. (1950a). The physiology of carbon dioxide transport in insect blood. Part I. The form of carbon dioxide present in *Gastrophilus* larva blood. *J. exp. Biol.* 27: 158-174.
- LEVENBOOK, L. (1950b). The physiology of carbon dioxide transport in insect blood. Part III. The buffer capacity of *Gastrophilus* blood. *J. exp. Biol.* 27: 184-191.
- LEVENBOOK, L. and HOLLIS, V. W. (1961). Organic acid in insects. I. Citric acid. *J. Insect Physiol.* 6: 52-61.
- LEVINSON, Z. H. (1962). The function of dietary sterols in phytophagous insects. *J. Insect Physiol.* 8: 191-198.
- LEWIS, T. (1962). The effects of temperature and relative humidity on mortality in *Limothrips cerealium* Haliday (Thysanoptera) overwintering in bark. *Ann. appl. Biol.* 50: 313-326.
- LEWIS, T. and TAYLOR, L. R. (1965). Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 393-479.
- LIN, N. (1963). Territorial behaviour in the cicada killer wasp, *Sphecius speciosus* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae). I. *Behaviour* 20: 115-133.
- LINDAUER, M. (1961). *Communication among social bees*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- LINLEY, J. R. (1966). The ovarian cycle of *Culicoides barbosai* Wirth & Blanton and *C. furens* (Poe) (Diptera, Ceratopogonidae). *Bull. ent. Res.* 57: 1-17.
- LIPKE, H. and FRAENKEL, G. (1956). Insect nutrition. *A. Rev. Ent.* 1: 17-44.
- LIU, Y. S. and LEO, P. L. (1960). Histological studies on the sense organs and the appendages of the Oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* Meyen. (In Chinese with English summary). *Acta ent. sin.* 10: 243-260.
- LOCKE, M. (1959). The cuticular pattern in an insect, *Rhodnius prolixus* Stål. *J. exp. Biol.* 36: 459-477.
- LOCKE, M. (1960). The cuticle and wax secretion in *Calpodethia* (Lepidoptera, Hesperidae). *Q. Jl microsc. Sci.* 101: 333-338.
- LOCKE, M. (1961). Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. biophys. biochem. Cytol.* 10: 589-618.
- LOCKE, M. (1964). The structure and formation of the integument in insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- LOCKE, M. (1965a). Permeability of insect cuticle to water and lipids. *Science, N.Y.* 147: 295-298.
- LOCKE, M. (1965b). The hormonal control of wax secretion in an insect, *Calpodethia* Stoll (Lepidoptera, Hesperidae). *J. Insect Physiol.* 11: 641-658.
- LOHER, W. (1960). The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. R. Soc. B*, 153: 380-397.
- LOHER, W. and HUBER, F. (1966). Nervous and endocrine control of sexual behaviour in a grasshopper (*Gomphocerus rufus* L., Acridinae). *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 381-400.
- LONG, D. B. (1953). Effects of population density on larvae of Lepidoptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 543-584.
- LONGFIELD, C. (1949). *The dragonflies of the British Isles*. Warne & Co., London.
- LOUGHTON, B. G. and WEST, A. S. (1965). The development and distribution of haemo-

REFERENCES

- lymph proteins in Lepidoptera. *J. Insect Physiol.* 11: 919-932.
- LÜSCHER, M. (1960). Hormonal control of caste differentiation in termites. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 89: 549-563.
- LÜSCHER, M. (1961). Social control of polymorphism in termites. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 57-67.
- LÜSIS, O. (1963). The histology and histochemistry of development and resorption in the terminal oocytes of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 57-68.
- MACAN, T. T. (1961). A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. *Fresh-water Biol. Assoc. Sci. Publ.* no. 20, 63 pp.
- MADDRELL, S. H. P. (1962). A diuretic hormone in *Rhodnius prolixus* Stål. *Nature, Lond.* 194: 605-606.
- MADDRELL, S. H. P. (1964). Excretion in the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus* Stål. II. The normal course of diuresis and the effect of temperature. *J. exp. Biol.* 41: 163-176.
- MADDRELL, S. H. P. (1966a). Nervous control of the mechanical properties of the abdominal wall at feeding in *Rhodnius*. *J. exp. Biol.* 44: 59-68.
- MADDRELL, S. H. P. (1966b). The site of release of the diuretic hormone in *Rhodnius*—a new neuro-haemal system in insects. *J. exp. Biol.* 45: 499-508.
- MAHOWALD, A. P. (1962). Fine structure of pole cells and polar granules in *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.* 151: 201-215.
- MAHOWALD, A. P. (1963a). Ultrastructural differentiations during formation of the blastoderm in the *Drosophila melanogaster* embryo. *Devl Biol.* 8: 186-204.
- MAHOWALD, A. P. (1963b). Electron microscopy of the formation of the cellular blastoderm in *Drosophila melanogaster*. *Expl Cell Res.* 32: 457-468.
- MAKIELSKI, S. K. (1966). The structure and maturation of the spermatozoa of *Sciara coprophila*. *J. Morph.* 118: 11-41.
- MAKINGS, P. (1958). The oviposition behaviour of *Achroia grisella* (Fabricius) (Lepidoptera: Galleriidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 33: 136-148.
- MANNING, A. (1959). The sexual isolation between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Anim. Behav.* 7: 60-65.
- MANNING, A. (1966). Sexual behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 59-68.
- MANSINGH, A. and SMALLMAN, B. N. (1967). The cholinergic system in insect diapause. *J. Insect Physiol.* 13: 447-467.
- MANTON, S. M. (1953). Locomotory habits and the evolution of the larger arthropodan groups. *Symp. Soc. exp. Biol.* 7: 339-376.
- MANTON, S. M. (1964). Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 247: 1-183.
- MARCUS, H. (1956). Über Sinnesorgane bei Articulaten. *Z. Wiss. Zool.* 159: 225-254.
- MARKL, H. (1962). Borstenfelder an den Gelenken als Schwaresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 45: 475-569.
- MARSHALL, A. T. (1964a). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 1. The cytology of the Malpighian tubules of spittle-bug nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 257-262.
- MARSHALL, A. T. (1964b). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 2. The cytology and function of the granule zone of the Malpighian tubules of tube-building nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 415-422.
- MARSHALL, A. T. (1965). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 3. The cytology and function of the fibril zone of the Malpighian tubules of tube-dwelling nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 37-44.
- MARSHALL, J. F. (1938). *The British mosquitoes*. Brit. Mus., London.
- MARUYAMA, K. (1965). The biochemistry of the contractile elements of insect muscle.

- in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- MASON, C. W. (1923). Structural colours in feathers. II. *J. phys. Chem.*, Ithaca 27: 401-447.
- MASON, C. W. (1926). Structural colours in insects. I. *J. phys. Chem.*, Ithaca 30: 383-395.
- MASON, C. W. (1927a). Structural colours in insects. II. *J. phys. Chem.*, Ithaca 31: 321-354.
- MASON, C. W. (1927b). Structural colours in insects. III. *J. phys. Chem.*, Ithaca 31: 1856-1872.
- MATSUDA, R. (1963). Some evolutionary aspects of the insect thorax. *A. Rev. Ent.* 8: 59-76.
- MATSUDA, R. (1965). Morphology and evolution of the insect head. *Mem. Am. ent. Inst.* no. 4: 334 pp.
- MATTHEE, J. J. (1951). The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* (Walk). *Bull. Dep. Agric. For. Un. S. Afr.* no. 316, 83 pp.
- MAYNARD SMITH, J. (1957). Temperature tolerance and acclimatization in *Drosophila subobscura*. *J. exp. Biol.* 34: 85-96.
- MCCANN, G. D. and MACGINITIE, G. F. (1965).^{*} Optomotor response studies of insect vision. *Proc. R. Soc. B*, 163: 369-401.
- MCCORMICK, F. W. and SCOTT, A. (1966a). Changes in haemolymph proteins in first instar locusts. *Archs. int. Physiol. Biochim.* 124: 442-448.
- MCCORMICK, F. W. and SCOTT, A. (1966b). A protein fraction in locust hemolymph associated with the moulting cycle. *Experientia* 22: 228-229.
- MCILROY, W. D. (1965). Insect bioluminescence. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- McFARLANE, J. E. (1966). The permeability of the cricket eggshell to water. *J. Insect Physiol.* 12: 1567-1575.
- MEAD-BRIGGS, A. R. (1964). A correlation between development of the ovaries and of the midgut epithelium in the rabbit flea *Spilopsyllus cuniculi*. *Nature, Lond.* 201: 1303-1304.
- MELLANBY, K. (1932). The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm (*Tenebrio molitor* L., Coleoptera). *Proc. R. Soc. B*, 111: 376-390.
- MELLANBY, K. (1939). The functions of insect blood. *Biol. Rev.* 14: 243-260.
- MERCER, E. H. and BRUNET, P. C. J. (1959). The electron microscopy of the left col-lerial gland of the cockroach. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 257-262.
- MERCER, E. H. and DAY, M. F. (1952). The fine structure of the peritrophic membranes of certain insects. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 103: 384-394.
- MIALL, L. C. (1922). *The natural history of aquatic insects*. MacMillan, London.
- MICHENER, C. D. (1961). Social polymorphism in Hymenoptera. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 43-56.
- MILES, P. W. (1959). The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.) (Heteroptera: Lygaeidae). I. The types of secretion and their roles during feeding. *J. Insect Physiol.* 3: 243-255.
- MILES, P. W. (1960). The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.) (Heteroptera: Lygaeidae). III. Origins in the salivary glands. *J. Insect Physiol.* 4: 271-282.
- MILES, P. W. (1964). Studies on the salivary physiology of plant bugs: the chemistry of formation of the sheath material. *J. Insect Physiol.* 10: 147-160.
- MILLER, P. L. (1960a). Respiration in the desert locust. I. The control of ventilation. *J. exp. Biol.* 37: 224-236.
- MILLER, P. L. (1960b). Respiration in the desert locust. II. The control of the spiracles. *J. exp. Biol.* 37: 237-263.
- MILLER, P. L. (1960c). Respiration in the desert locust. III. Ventilation and the spiracles during flight. *J. exp. Biol.* 37: 264-278.
- MILLER, P. L. (1964). Respiration-aerial gas transport. in Rockstein, M. (Ed.), *The*

REFERENCES

- physiology of Insecta*, vol. 3. Academic Press, New York.
- MILLER, P. L. (1966a). The regulation of breathing in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 279-344.
- MILLER, P. L. (1966b). The function of haemoglobin in relation to the maintenance of neutral buoyancy in *Anisops pellucens* (Notonectidae, Hemiptera). *J. exp. Biol.* 44: 529-544.
- MILLS, R. P. and KING, R. C. (1965). The pericardial cells of *Drosophila melanogaster*. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 261-268.
- MILLS, R. R. and NIELSEN, D. J. (1967). Hormonal control of tanning in the American cockroach—V. Some properties of the purified hormone. *J. Insect Physiol.* 13: 273-280.
- MITTELSTAEDT, H. (1962). Control systems of orientation in insects. *A. Rev. Ent.* 7: 177-198.
- MUCKENTHALER, F. A. (1964). Autoradiographic study of nucleic acid synthesis during spermatogenesis in the grasshopper, *Melanoplus differentialis*. *Expl Cell Res.* 35: 531-547.
- MUELLER, N. S. (1963). An experimental analysis of molting in embryos of *Melanoplus differentialis*. *Devl Biol.* 8: 222-240.
- MUIR, F. and SHARP, D. (1904). On the egg-cases and early stages of some Cassididae. *Trans. ent. Soc. Lond.* 1904, 1-23.
- MÜLLER, H. J. (1955). Die Saisonformenbildung von *Arachmia levana*, ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. *Naturwissenschaften* 42: 134-135.
- MURRAY, R. W. (1962). Temperature receptors in animals. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 245-266.
- MUSGRAVE, A. J. (1964). Insect mycetomes. *Can. Ent.* 96: 377-389.
- NACHTIGALL, W. (1965). Locomotion: swimming (hydrodynamics) of aquatic insects. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*, vol. 2. Academic Press, New York.
- NAIR, K. S. S. and GEORGE, J. C. (1964). A histological and histochemical study of the larval fat body of *Anthrenus vorax* Waterhouse (Dermestidae, Coleoptera). *J. Insect Physiol.* 10: 509-517.
- NARAHASHI, T. (1963). The properties of insect axons. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 175-256.
- NARAHASHI, T. (1965). The physiology of insect axons. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- NEKRUTENKO, Y. P. (1965). 'Gynandromorphic effect' and the optical nature of hidden wing-pattern in *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Nature, Lond.* 205: 417-418.
- NEVILLE, A. C. (1963). Growth and deposition of resilin and chitin in locust rubber-like cuticle. *J. Insect Physiol.* 9: 265-278.
- NEVILLE, A. C. (1965a). Chitin lamellogenesis in locust cuticle. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 269-286.
- NEVILLE, A. C. (1965b). Circadian organisation of chitin in some insect skeletons. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 315-325.
- NEVILLE, A. C. (1965c). Energy and economy in insect flight. *Sci. Prog., Lond.* 53: 203-220.
- NEVILLE, A. C. and WEIS-FOGH, T. (1963). The effect of temperature on locust flight muscle. *J. exp. Biol.* 40: 111-121.
- NICKERSON, B. (1956). Pigmentation of hoppers of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) in relation to phase colouration. *Anti-Locust Bull.* no. 24, 34 pp.
- NIELSEN, E. T. (1958). The initial stage of migration in saltmarsh mosquitoes. *Bull. ent. Res.* 49: 305-313.
- NIELSEN, E. T. (1959). Copulation of *Glyptotendipes* (*Phytotendipes*) *paripes* Edwards. *Nature, Lond.* 184: 1252-1253.

- NIELSEN, E. T. (1961). On the habits of the migratory butterfly *Ascia monuste* L. *Biol. Meddr.* 23: 1-81.
- NIELSEN, E. T. and NIELSEN, H. T. (1958). Observations on mosquitoes in Iraq. *Ent. Meddr.* 28: 282-321.
- NOBLE-NESBITT, J. (1963a). A site of water and ionic exchange with the medium in *Podera aquatica* L. (Collembola, Isotomidae). *J. exp. Biol.* 40: 701-711.
- NOBLE-NESBITT, J. (1963b). The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 253-270.
- NOBLE-NESBITT, J. (1963c). The cuticle and associated structures of *Podura aquatica* at the moult. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 369-392.
- NORRIS, M. J. (1933). Contributions towards the study of insect fertility: III. Experiments on the factors influencing fertility of *Ephesia kühniella* Z. (Lepidoptera, Phycitidae). *Proc. zool. Soc. Lond.* 1933, 903-934.
- NORRIS, M. J. (1962). Group effects on the activity and behaviour of adult males of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in relation to sexual maturation. *Anim. Behav.* 10: 275-291.
- NORRIS, M. J. (1963). Laboratory experiments on gregarious behaviour in ovipositing females of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)). *Entomologia exp. appl.* 6: 279-303.
- NORRIS, M. J. (1964). Environmental control of sexual maturation in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 56-65.
- NORRIS, M. J. (1965). The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.). *J. Insect Physiol.* 11: 1105-1119.
- NOVÁK, V. J. A. (1966). *Insect hormones*. Methuen and Co., London.
- NUR, U. (1962). Sperm, sperm bundles and fertilisation in a mealy bug, *Prendococcus obscurus* Essig. (Homoptera: Coccoidea). *J. Morph.* 111: 173-199.
- NUTTING, W. L. (1951). A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. *J. Morph.* 89: 501-597.
- ODHIAMBO, T. R. (1966). The metabolic effects of the corpus allatum hormone in the male desert locust. II. Spontaneous locomotor activity. *J. exp. Biol.* 45: 51-63.
- OLDROYD, H. (1949). Diptera. i. Introduction and key to families. *Handbk. Ident. Br. Insects* 9, part 1.
- OLDROYD, H. (1964). *The natural history of flies*. Weidenfeld and Nicolson, London.
- OSBORNE, M. P. (1963). An electron microscope study of an abdominal stretch receptor of the cockroach. *J. Insect Physiol.* 9: 237-245.
- OSBORNE, M. P. and FINLAYSON, L. H. (1965). An electron microscope study of the stretch receptor of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *J. Insect Physiol.* 11: 703-710.
- OSSIANNILSSON, F. (1949). Insect drummers. *Opusc. ent. suppl.* 10: 1-146.
- OZBAS, S. and HODGSON, E. S. (1958). Action of insect neurosecretion upon central nervous system in vitro and upon behaviour. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 44: 825-830.
- PAINTER, T. S. (1966). The role of the E-chromosomes in Cecidomyiidae. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 56: 853-855.
- PASQUINELLY, F. and BUSNEL, M.-C. (1955). Études préliminaires sur les mécanismes de la production des sons par les Orthoptères. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Colloques sur l'acoustique des Orthoptères*. *Annls. Épiphyt.* fasc. hors série.
- PASSAMA-VUILLAUME, M. (1965). Étude de l'irradiation lumineuse, facteur essentiel

REFERENCES

- du brunissement de *Mantis religiosa* (L.). *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris* 261: 3683-3685.
- PASSONNEAU, J. V. and WILLIAMS, C. M. (1953). The moulting fluid of the cecropia silkworm. *Q. Jl microsc. Sci.* 30: 545-560.
- PAYNE, D. W. and EVANS, W. A. L. (1964). Transglycosylation in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.* 10: 675-688.
- PAYNE, F. (1966). Some observations on spermatogenesis in *Gelastocoris oculatus* (Hemiptera) with the aid of the electron microscope. *J. Morph.* 119: 357-381.
- PAYNE, M. A. (1933). The structure of the testis and movement of sperms in *Chorthippa viridifasciata* as demonstrated by intravital technique. *J. Morph.* 54: 321-345.
- PAYNE, M. A. (1934). Intravital studies on the hemipteran, *Leptocoris trivittatus*. A description of the male reproductive organs and the aggregation and turning of the sperms. *J. Morph.* 56: 513-531.
- PERDECK, A. C. (1958). The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). *Behaviour* 12: 1-75.
- PESSON, P. (1951a). Ordre des Homoptères. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- PESSON, P. (1951b). Ordre des Thysanoptera. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- PETERSON, A. (1960). *Larvae of insects. Part II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonaptera, Mecoptera, Trichoptera*. Columbus, Ohio.
- PETERSON, A. (1962). *Larvae of insects. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Columbus, Ohio.
- PFADT, R. E. (1949). Food plants as factors in the ecology of the lesser migratory grasshopper, *Melanoplus mexicanus* (Sauss.). *Bull. Wyoming agric. Exp. Stn.* no. 290, 51 pp.
- PHILLIPS, D. M. (1966). Observations on spermiogenesis in the fungus gnat *Sciara coprophila*. *J. Cell Biol.* 30: 477-497.
- PHILLIPS, J. E. (1964a). Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. I. Water. *J. exp. Biol.* 41: 15-38.
- PHILLIPS, J. E. (1964b). Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. II. Sodium, potassium and chloride. *J. exp. Biol.* 41: 15-38.
- PHIPPS, J. (1962). The ovaries of some Sierra Leone Acridoidea (Orthoptera) with some comparisons between East and West African forms. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 37: 13-21.
- PIEK, T. (1964). Synthesis of wax in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J. Insect Physiol.* 10: 563-572.
- PIELOU, D. P. and GUNN, D. L. (1940). The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. 1. The reaction to differences of humidity. *J. exp. Biol.* 17: 286-294.
- PIERCE, G. W. (1948). *The songs of insects*. Harvard University Press.
- POPHAM, E. J. (1952). A preliminary investigation into the locomotion of aquatic Hemiptera and Coleoptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 27: 117-119.
- POPHAM, E. J. (1962). A repetition of Ege's experiments and a note on the efficiency of the physical gill of *Notonecta* (Hemiptera—Heteroptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 37: 154-160.
- POPHAM, E. J. (1965). The functional morphology of the reproductive organs of the common earwig (*Forficula auricularia*) and other Dermaptera with reference to the natural classification of the order. *J. Zool.* 146: 1-43.
- POPOV, G. B. (1958). Ecological studies on oviposition by swarms of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) in Eastern Africa. *Anti-Locust Bull.* no. 31, 70 pp.
- POVLOVSKY, E. N. (1922). On the biology and structure of the larva of *Hydrophilus caraboides* L. *Q. Jl microsc. Sci.* 66: 627-655.
- PRINGLE, J. A. (1938). A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* Le C.

- (Coleoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 87: 271-286.
- PRINGLE, J. W. S. (1938a). Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. *J. exp. Biol.* 15: 101-113.
- PRINGLE, J. W. S. (1938b). Proprioception in insects. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. *J. exp. Biol.* 15: 114-131.
- PRINGLE, J. W. S. (1938c). Proprioception in insects. III. The function of the hair sensilla at the joints. *J. exp. Biol.* 15: 467-473.
- PRINGLE, J. W. S. (1940). The reflex mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* 17: 8-17.
- PRINGLE, J. W. S. (1948). The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 233: 347-384.
- PRINGLE, J. W. S. (1954). A physiological analysis of cicada song. *J. exp. Biol.* 31: 525-560.
- PRINGLE, J. W. S. (1957). *Insect flight*. Cambridge University Press.
- PRINGLE, J. W. S. (1965). Locomotion: flight. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- PROSSER, C. L. and BROWN, F. A. (1961). *Comparative animal physiology*. Saunders Company, Philadelphia.
- PUMPHREY, R. J. (1950). Hearing. *Symp. Soc. exp. Biol.* 4: 3-18.
- RAGGE, D. R. (1955). *The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria*. British Museum, London.
- RAGGE, D. R. (1965). *Grasshoppers, crickets and cockroaches of the British Isles*. Warne & Co., London.
- RAINEY, R. C. (1958). Some observations on flying locusts and atmospheric turbulence in eastern Africa. *Q. Jl R. met. Soc.* 84: 334-354.
- RAINEY, R. C. (1963). Meteorology and the migration of desert locusts. Applications of synoptic meteorology in locust control. *Anti-Locust Mem.* no. 7, 115 pp.
- RAMSAY, J. A. (1955). The excretory system of the stick insect, *Dixippus morosus* (Orthoptera, Phasmidae). *J. exp. Biol.* 32: 183-199.
- RAMSAY, J. A. (1958). Excretion by the malpighian tubules of the stick insect, *Dixippus morosus* (Orthoptera, Phasmidae): amino acids, sugars and urea. *J. exp. Biol.* 35: 871-891.
- RAMSAY, J. A. (1964). The rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor*, L. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 248: 279-314.
- RAVEN, C. P. (1961). *Oogenesis*. Pergamon Press, London.
- RAZET, P. (1956). Sur l'élimination simultanée d'acide urique et d'acide allantoiniques chez les insectes. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris* 243: 185-187.
- RIBBANDS, C. R. (1953). *The behaviour and social life of honeybees*. Bee research association, London.
- RIBBANDS, C. R. (1955). The scent perception of the honeybee. *Proc. R. Soc. B*, 143: 367-379.
- RIBBANDS, C. R. and SPEIRS, N. (1953). The adaptability of the homecoming honeybee. *Br. J. Anim. Behav.* 1: 59-66.
- RICHARDS, A. G. (1951). *The integument of arthropods*. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- RICHARDS, A. G. (1957). Cumulative effects of optimum and suboptimum temperatures on insect development. in Johnson, F. H. (Ed.), *Influence of temperature on biological systems*. Amer. Physiol. Soc.
- RICHARDS, A. G. (1958). The cuticle of arthropods. *Ergeb. Biol.* 20: 1-26.
- RICHARDS, A. G. (1963). The ventral diaphragm of insects. *J. Morph.* 113: 17-47.
- RICHARDS, A. G. and BROOKS, M. A. (1958). Internal symbiosis in insects. *A. Rev. Ent.* 3: 37-56.

REFERENCES

- RICHARDS, O. W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. *Biol. Rev.* 2: 298-364.
- RICHARDS, O. W. (1949). The relation between measurements of the successive instars of insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 24: 8-10.
- RICHARDS, O. W. (1953). *The social insects*. Macdonald & Co., London.
- RICHARDS, O. W. (1956). Hymenoptera. Introduction and key to families. *Handbk Ident. Br. Insects* 6, part 1.
- RICHARDS, O. W. and WALOFF, N. (1954). Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* no. 17, 182 pp.
- RING, R. A. (1967). Maternal induction of diapause in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera: Callophoridae). *J. exp. Biol.* 46: 123-136.
- RIZKI, M. T. M. (1953). The larval blood cells of *Drosophila willistoni*. *J. exp. Zool.* 123: 397-411.
- ROBERTS, S. K. de F. (1966). Circadian activity rhythms in cockroaches. III. The role of endocrine and neural factors. *J. cell. Physiol.* 67: 473-486.
- ROBISON, W. G. (1966). Microtubules in relation to the motility of a sperm syncytium in an armoured scale insect. *J. Cell Biol.* 29: 251-265.
- ROCKSTEIN, M. and BHATNAGAR, P. L. (1965). Age changes in size and number of the giant mitochondria in the flight muscle of the common housefly (*Musca domestica* L.). *J. Insect Physiol.* 11: 481-491.
- ROEDER, K. D. (1953). Electric activity in nerves and ganglia. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- ROEDER, K. D. (1963). *Nerve cells and insect behaviour*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- ROEDER, K. D. (1965). Moths and ultrasound. *Scient. Am.* 212, no. 4: 94-102.
- ROEDER, K. D. and PAYNE, R. S. (1966). Acoustic orientation of a moth in flight by means of two sense cells. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 251-272.
- ROEDER, K. D. and TREAT, A. E. (1957). Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. exp. Zool.* 134: 127-157.
- ROEDER, K. D. and TREAT, A. E. (1961). The detection and evasion of bats by moths. *Am. Scientist.* 49: 135-148.
- ROFFEY, J. (1963). Observations on night flight in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bull.* no. 39, 32 pp.
- ROGERS, G. L. (1962). A diffraction theory of insect vision. II. Theory and experiments with a simple model eye. *Proc. R. Soc. B*, 157: 83-98.
- ROONWAL, M. L. (1937). Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae) II—Organogeny. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 227: 175-244.
- ROONWAL, M. L. (1954). The egg-wall of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae). *Proc. natn. Inst. Sci. India* 20: 361-370.
- ROSCOW, J. M. (1963). The structure, development and variation of the stridulatory file of *Stenobothrus lineatus* (Panzer) (Orthoptera: Acrididae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 38: 194-199.
- ROTH, L. M. (1948). A study of mosquito behaviour. *Am. Midl. Nat.* 40: 265-352.
- ROTH, L. M. (1964). Control of reproduction in female cockroaches with special reference to *Nauphoeta cinerea*—I. First pre-oviposition period. *J. Insect Physiol.* 10: 915-945.
- ROTH, L. M. (1968). Oothecae of the Blattaria. *Ann. ent. Soc. Amer.* 61: 83-111.
- ROTH, L. M. and BARTH, R. H. (1964). The control of sexual receptivity in female cockroaches. *J. Insect Physiol.* 10: 965-975.
- ROTH, L. M. and DATEO, G. P. (1965). Uric acid storage and excretion by accessory sex

- glands of male cockroaches. *J. Insect Physiol.* 11: 1023-1029.
- ROTH, L. M. and STAY, B. (1961). Oocyte development in *Diptera punctata*. (Eschscholtz) (Blattaria). *J. Insect Physiol.* 7: 186-202.
- ROTH, L. M. and WILLIS, E. R. (1956). Parthenogenesis in cockroaches. *Ann. ent. Soc. Amer.* 49: 195-204.
- ROTH, L. M. and WILLIS, E. R. (1958). An analysis of oviparity and viviparity in the Blattaria. *Trans. Am. ent. Soc.* 83: 221-238.
- ROTH, T. F. and PORTER, K. R. (1964). Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. *J. Cell Biol.* 20: 313-332.
- ROTHSCHILD, M. (1965). The rabbit flea and hormones. *Endeavour* 24: 162-167.
- ROWELL, C. H. F. (1964). Central control of an insect segmental reflex. I. Inhibition by different parts of the central nervous system. *J. exp. Biol.* 41: 559-572.
- RUCK, P. R. (1957). The electrical responses of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers. *J. Insect Physiol.* 1: 109-123.
- RUCK, P. (1964). Retinal structures and photoreception. *A. Rev. Ent.* 9: 83-102.
- RUCK, P. and EDWARDS, G. A. (1964). The structure of the insect dorsal ocellus. I. General organisation of the ocellus in dragonflies. *J. Morph.* 115: 1-25.
- RUDALL, K. M. (1963). The chitin/protein complexes of insect cuticles. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 257-314.
- RUDALL, K. M. (1965). Skeletal structure in insects. in Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.
- RUITER, L. de (1955). Countershading in caterpillars. *Archs néerl. Zool.* 11: 1-57.
- RUITER, L. de, WOLVEKAMP, H. P., TOOREN, A. J. van and VLASBLOM, A. (1952). Experiments on the efficiency of the 'physical gill' (*Hydrous piceus* L., *Naucoris cimicoides* L., and *Notonecta glauca* L.). *Acta physiol. pharmac. néerl.* 2: 180-213.
- SACKTOR, B. (1961). The role of mitochondria in respiratory metabolism of flight muscle. *A. Rev. Ent.* 6: 103-130.
- SACKTOR, B. (1965). Energetics and respiratory metabolism of muscular contraction. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
- SAINI, R. S. (1964). Histology and physiology of the cryptonephridial system of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 347-392.
- SALT, G. (1963). The defence reaction of insects to metazoan parasites. *Parasitology* 53: 527-642.
- SALT, G. (1961). The haemocytic reaction of insects to foreign bodies. in Ramsay, J. A. and Wigglesworth, V. B. (Eds.), *The cell and the organism*. Cambridge University Press.
- SALT, G. (1965). Experimental studies in insect parasitism. XIII. The haemocytic reaction of a caterpillar to eggs of its habitual parasite. *Proc. R. Soc. B.* 162: 303-318.
- SALT, G. (1968). The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.* 43: 200-232.
- SALT, R. W. (1961). Principles of insect cold-hardiness. *A. Rev. Ent.* 6: 55-74.
- SANDERSON, A. R. (1961). The cytology of a diploid bisexual spider beetle, *Ptinus clavipes* Panzer and its triploid gynogenetic form *mobilis* Moore. *Proc. R. Soc. Edinb.* 67: 333-350.
- SANG, J. H. (1959). Circumstances affecting the nutritional requirements of *Drosophila melanogaster*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 352-365.
- SAUNDERS, D. S. (1964). Age-changes in the ovaries of the sheep ked, *Melophagus ovinus* (L.) (Diptera: Hippoboscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 39: 68-72.
- SAVAGE, A. A. (1956). The development of the Malpighian tubules of *Schistocerca gregaria* (Orthoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 97: 599-615.
- SCHARRER, B. (1959). The role of neurosecretion in neuro-endocrine integration. in Gorbman, A. (Ed.), *Comparative endocrinology*. Wiley & Sons, New York.

REFERENCES

- SCHMITT, J. B. (1962). The comparative anatomy of the insect nervous system. *A. Rev. Ent.* 7: 137-156.
- SCHNEIDER, D. (1964). Insect antennae. *A. Rev. Ent.* 9: 103-122.
- SCHNEIDER, D. (1966). Chemical sense communication in insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 273-297.
- SCHNEIDER, F. (1962). Dispersal and migration. *A. Rev. Ent.* 7: 223-242.
- SCHNEIDERMAN, H. A. and GILBERT, L. I. (1964). Control of growth and development in insects. *Science, N.Y.* 143: 325-333.
- SCHNEIDERMAN, H. A. and HORWITZ, J. (1958). The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps, *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Trineptis klugii* (Ratzeburg). *J. exp. Biol.* 35: 520-551.
- SCHNEIRLA, T. C. (1953). Modifiability in insect behaviour. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- SCHREINER, B. (1966). Histochemistry of the A cell neurosecretory material in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Heteroptera: Lygaeidae), with a discussion of the neurosecretory material/carrier substance problem. *Gen. comp. Endocrin.* 6: 388-400.
- SCHWABE, J. (1906). Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Zoologica, Stuttg.* 20, no. 50: 1-154.
- SCHWARTZKOPFF, J. (1964). Mechanoreception. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- SCOTT, A. (1941). Reversal of sex production in *Micromalthus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 81: 420-431.
- SCUDDER, G. G. E. (1959). The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 111: 405-467.
- SCUDDER, G. G. E. (1961). The comparative morphology of the insect ovipositor. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 25-40.
- SÉGUY, E. (1951a). Ordre des Anoploures ou poux. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- SÉGUY, E. (1951b). Ordre des Diptères. in Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
- SELMAN, B. J. (1962). The fate of the blood cells during the life history of *Sialis lutaria* L. *J. Insect Physiol.* 8: 209-214.
- SESHACHAR, B. R. and BAGGA, S. (1963). A cytochemical study of oogenesis in the dragonfly *Pantala flavescens* (Fabricius). *Growth* 27: 225-246.
- SHARPLIN, J. (1963). A flexible cuticle in the wing bases of Lepidoptera. *Can. Ent.* 95: 96-100.
- SHAUMAR, N. (1966). Anatomie du système nerveux et analyse des facteurs externes pouvant intervenir dans le déterminisme du sexe chez les Ichneumonidae Pimplinae. *Annls Sci. nat. Zool.* 8: 391-493.
- SHAW, J. and STOBART, R. H. (1963). Osmotic and ionic regulation in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 315-399.
- SHRIVASTAVA, S. C. and RICHARDS, A. G. (1965). An autoradiographic study of the relation between hemocytes and connective tissue in the wax moth, *Galleria mellonella* L. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 128: 337-345.
- SHULOV, A. and NAOR, D. (1964). Experiments on the olfactory responses and host-specificity of the Oriental rat flea (*Xenopsylla cheopis*) (Siphonaptera: Pulicidae). *Parasitology* 54: 225-232.
- SIKES, E. K. and WIGGLESWORTH, V. B. (1931). The hatching of insects from eggs and the appearance of air in the tracheal system. *Q. Jl microsc. Sci.* 74: 165-192.
- SINGH, T. (1958). Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria migra-*

- torioides* Reiche and Fairmaire and *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 110: 1-20.
- SLIFER, E. H. (1961). The fine structure of insect sense organs. *Int. Rev. Cytol.* 2: 125-159.
- SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. and BEAMS, H. W. (1957). The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special reference to those on the antenna. *J. Morph.* 101: 359-397.
- SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. and BEAMS, H. W. (1959). The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper, (Orthoptera: Acrididae). *J. Morph.* 105: 145-191.
- SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1963). The fine structure of the membranes which cover the egg of the grasshopper, *Melanoplus differentialis*, with special reference to the hypople. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 321-334.
- SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964a). Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of a flesh fly, *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. (Diptera, Sarcophagidae). *J. Morph.* 114: 185-207.
- SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964b). The dendrites of the thin-walled olfactory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* 114: 393-409.
- SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964c). Fine structure of the thin-walled sensory pegs on the antenna of a beetle, *Popillia disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Ann. ent. Soc. Amer.* 57: 541-548.
- SLIFER, E. H., SEKHON, S. S. and LEES, A. D. (1964). The sense organs on the antennal flagellum of aphids (Homoptera), with special reference to the plate organs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 21-30.
- SMALLEY, A. E. (1960). Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology* 41: 785-790.
- SMITH, D. S. (1961). The structure of insect fibrillar flight muscle. *J. biophys. biochem. Cytol.* 10, suppl. 123-158.
- SMITH, D. S. (1963). The organization and innervation of the luminescent organ in a firefly, *Photuris pennsylvanica* (Coleoptera). *J. Cell Biol.* 16: 323-359.
- SMITH, D. S. (1965a). The flight muscles of insects. *Scient. Am.* 212, no. 6: 76-89.
- SMITH, D. S. (1965b). The organisation of flight muscle in an aphid, *Megoura viciae* (Homoptera). With a discussion of the structure of synchronous and asynchronous striated muscle fibres. *J. Cell Biol.* 27: 379-393.
- SMITH, D. S. (1965c). Synapses in the insect nervous system. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- SMITH, D. S. (1966). The organisation of flight muscle fibres in the Odonata. *J. Cell Biol.* 28: 109-126.
- SMITH, D. S., GUPTA, B. L. and SMITH, U. (1966). The organisation and myofilament array of insect visceral muscles. *J. Cell Sci.* 1: 49-57.
- SMITH, D. S. and TREHERNE, J. E. (1963). Functional aspects of the organisation of the insect nervous system. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 401-484.
- SMITH, J. N. (1955). Detoxication mechanisms in insects. *Biol. Rev.* 30: 455-475.
- SMITH, U. and SMITH, D. S. (1966). Observations on the secretory processes in the corpus cardiacum of the stick insect, *Carausius morosus*. *J. Cell Sci.* 1: 59-66.
- SNODGRASS, R. E. (1927). Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithson misc. Collns* 80, no. 1, 108 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1928). Morphology and evolution of the insect head and its appendages. *Smithson. misc. Collns* 81, no. 3, 158 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1935). *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill, New York.
- SNODGRASS, R. E. (1944). The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting

REFERENCES

- men and animals. *Smithson. misc. Collns* 104, no. 7, 113 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1947). The insect cranium and the 'epicranial suture'. *Smithson. misc. Collns* 107, no. 7, 52 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1952). *A textbook of arthropod anatomy*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SNODGRASS, R. E. (1954). Insect metamorphosis. *Smithson. misc. Collns* 122, no. 9, 124 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1956). *Anatomy of the honey bee*. Constable and Co., London.
- SNODGRASS, R. E. (1957). A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smithson. misc. Collns* 135, no. 6, 60 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1958). Evolution of arthropod mechanisms. *Smithson. misc. Collns* 138, no. 2, 77 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1960). Facts and theories concerning the insect head. *Smithson. misc. Collns* 142: 1-61.
- SOTAVALTA, O. (1963). The flight-sounds of insects. in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
- SOUMLAINEN, E. (1962). Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *A. Rev. Ent.* 7: 349-366.
- SOUTH, R. (1941). *The butterflies of the British Isles*. Warne and Co., London.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1956). The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 108: 163-221.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1961). A hormonal theory of the mechanism of wing polymorphism in Heteroptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 36: 63-66.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37: 171-214.
- SOUTHWOOD, T. R. E. and LESTON, D. (1959). *Land and water bugs of the British Isles*. Warne and Co., London.
- SPICKETT, S. G. (1963). Genetic and developmental studies of a quantitative character. *Nature, Lond.* 199: 870-873.
- SPIEGLER, P. E. (1962). Uric acid and urate storage in the larva of *Chrysopa carnea* Stephens (Neuroptera, Chrysopidae). *J. Insect Physiol.* 8: 127-132.
- SPIELMAN, A. (1964). The mechanics of copulation in *Aedes aegypti*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 127: 324-344.
- SRIVASTAVA, P. N. and GUPTA, P. D. (1961). Excretion of uric acid in *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.* 6: 163-167.
- SRIVASTAVA, U. S. and KHARE, M. K. (1966). The development of Malpighian tubules and associated structures in *Philosamia ricini* (Lepidoptera, Saturniidae). *J. Zool.* 150: 145-163.
- STADDON, B. W. (1955). The excretion and storage of ammonia by the aquatic larva of *Sialis lutaria* (Neuroptera). *J. exp. Biol.* 32: 84-94.
- STADDON, B. W. (1959). Nitrogen excretion in nymphs of *Aeshna cyanea* (Müll.) (Odonata, Anisoptera). *J. exp. Biol.* 36: 566-574.
- STAY, B. and GELPERIN, A. (1966). Physiological basis of ovipositional behaviour in the false ovoviparous cockroach *Pycnoscelus surinamensis* (L.). *J. Insect Physiol.* 12: 1217-1226.
- STEINHARDT, R. A., MORITA, H. and HODGSON, E. S. (1966). Mode of action of straight chain hydrocarbons on primary chemoreceptors of the blowfly, *Phormia regina*. *J. cell. Physiol.* 67: 53-62.
- STOBART, R. H. and SHAW, J. (1964). Salt and water balance: excretion. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
- STOWER, W. J. (1959). The colour patterns of hoppers of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bull.* no. 32, 75 pp.

- STOWER, W. J. and GRIFFITHS, J. F. (1966). The body temperature of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Entomologia exp. appl.* 9: 127-178.
- STRANGWAYS-DIXON, J. (1959). Hormonal control of selective feeding in female *Calliphora erythrocephala* Meig. *Nature, Lond.* 184: 2040-2041.
- STRIDE, G. O. (1957). Investigations into the courtship behaviour of the male of *Hypolimnas misippus* L. (Lepidoptera, Nymphalidae), with special reference to the role of visual stimuli. *Br. J. Anim. Behav.* 5: 153-167.
- STRONG, L. (1966). On the occurrence of neuroglandular axons within the sympathetic nervous system of a locust, *Locusta migratoria migratorioides*. *J. R. micros. Soc.* 86: 141-149.
- STUART, D. C. and EDWARDS, G. A. (1958). Intercellular bars at myochitin junctions. *N. Y. State Dept. Health Ann. Rept. Div. Labs. and Research* (1958), 49-50.
- SUGA, N. and KATSUKI, Y. (1961). Central mechanism of hearing in insects. *J. exp. Biol.* 38: 545-558.
- SUTCLIFFE, D. W. (1963). The chemical composition of haemolymph in insects and some other arthropods, in relation to their phylogeny. *Comp. Biochem. Physiol.* 9: 121-135.
- SYMMONS, P. and CARNEGIE, A. J. M. (1959). Some factors affecting breeding and oviposition of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Bull. ent. Res.* 50: 333-353.
- SYRJÄMÄKI, J. (1962). Humidity perception in *Drosophila melanogaster*. *Suomal. eläin-ja Kasvit. Seur. van Julk.* 23, no. 3, 74 pp.
- TELFER, W. H. (1965). The mechanism and control of yolk formation. *A. Rev. Ent.* 10: 161-184.
- THOMAS, J. G. (1954). The post-embryonic development of the dorsal part of the pterothoracic skeleton and certain muscles of *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche & Fairm.). *Proc. zool. Soc. Lond.* 124: 229-238.
- THOMAS, J. G. (1965). The abdomen of the female desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) with special reference to the sense organs. *Anti-Locust Bull.* no. 42, 20 pp. figs.
- THOMSEN, E. and MOLLER, I. (1963). Influence of neurosecretory cells and of corpus allatum on intestinal protease activity in the adult *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.* 40: 301-321.
- THORPE, W. H. (1930). The biology, post-embryonic development, and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (Diptera, Agromyzidae) parasitic on *Icerya purchasi* (Coccidae, Monophlebini). *Proc. zool. Soc. Lond.* 1930, 929-971.
- THORPE, W. H. (1950). Plastron respiration in aquatic insects. *Biol. Rev.* 25: 344-390.
- THORPE, W. H. (1963). *Learning and instinct in animals*. Methuen & Co., London.
- THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1947a). Studies on plastron respiration. I. The biology of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae (Naucoridae)) and the mechanism of plastron retention. *J. exp. Biol.* 24: 227-269.
- THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1947b). Studies on plastron respiration. III. The orientation responses of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae (Naucoridae)) in relation to plastron respiration; together with an account of specialised pressure receptors in aquatic insects. *J. exp. Biol.* 24: 310-328.
- THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1949). Studies on plastron respiration. IV. Plastron respiration in the Coleoptera. *J. exp. Biol.* 26: 219-260.
- THORPE, W. H. and JONES, F. G. W. (1937). Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. B*, 124: 56-81.
- THORSTEINSON, A. J. (1960). Host selection in phytophagous insects. *A. Rev. Ent.* 5: 193-218.
- TICE, L. W. and SMITH, D. S. (1965). The localisation of myofibrillar ATPase activity in the flight muscles of the blowfly, *Calliphora erythrocephala*. *J. Cell Biol.* 25: 121-136.
- TIEGS, O. W. (1955). The flight muscles of insects—their anatomy and histology; with

REFERENCES

- some observations on the structure of striated muscle in general. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 238: 221-348.
- TILLYARD, R. J. (1917). *The biology of dragonflies*. Cambridge University Press.
- TILLYARD, R. J. (1918). The panorpid complex. I. The wing-coupling apparatus, with special reference to the Lepidoptera. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 43: 286-319.
- TINBERGEN, N. (1951). *The study of instinct*. Oxford University Press.
- TINDALL, A. R. (1963). The skeleton and musculature of the thorax and limbs of the larva of *Limnephilus* sp. (Trichoptera: Limnephilidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 409-477.
- TINDALL, A. R. (1964). The skeleton and musculature of the larval thorax of *Trienodes bicolor* Curtis. (Trichoptera: Limnephilidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 151-210.
- TÓTH, L. (1952). The role of nitrogen-active micro-organisms in the nitrogen metabolism of insects. *Tijdschr. Ent.* 95: 43-62.
- TRAGER, W. (1953). Nutrition. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- TREHERNE, J. E. (1962). The physiology of absorption from the alimentary canal in insects. *Viewpoints in Biology*. 1: 201-241.
- TREHERNE, J. E. (1965a). The chemical environment of the insect central nervous system. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- TREHERNE, J. E. (1965b). The distribution and exchange of inorganic ions in the central nervous system of the stick insect *Carausius morosus*. *J. exp. Biol.* 42: 7-28.
- TREHERNE, J. E. (1965c). Active transport in insects. in Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.
- TREHERNE, J. E. (1966). *The neurochemistry of arthropods*. Cambridge University Press.
- TREHERNE, J. E. (1967). Gut absorption. *A. Rev. Ent.* 12: 43-58.
- TUXEN, S. L. (1956). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Munksgaard, Copenhagen.
- ULLMANN, S. L. (1964). The origin and structure of the mesoderm and the formation of the coelomic sacs in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 248: 254-277.
- URQUHART, F. A. (1960). *The monarch butterfly*. University of Toronto Press.
- USHERWOOD, P. N. R. (1963). Spontaneous miniature potentials from insect muscle fibres. *J. Physiol., Lond.* 169: 149-160.
- UVAROV, B. P. (1948). Recent advances in acridology: anatomy and physiology of Acrididae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 99: 1-75.
- UVAROV, B. P. (1966). *Grasshoppers and locusts*. Cambridge University Press.
- VARLEY, G. C. (1937). Aquatic insect larvae which obtain oxygen from the roots of plants. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 12: 55-60.
- VIELMETTER, W. (1958). Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia* L. I. Untersuchungen im Freiland. *J. Insect Physiol.* 2: 13-37.
- VOGEL, S. (1966). Flight in *Drosophila*. I. Flight performance of tethered flies. *J. exp. Biol.* 44: 567-578.
- WADDINGTON, C. H. (1941). The genetic control of wing development in *Drosophila*. *J. Genet.* 41: 75-139.
- WADDINGTON, C. H. (1956). *Principles of embryology*. Allen & Unwin, London.
- WALKER, P. A. (1965). The structure of the fat body in normal and starved cockroaches as seen with the electron microscope. *J. Insect Physiol.* 11: 1625-1631.
- WALKER, T. J. (1962). Factors responsible for intraspecific variation in the calling songs

- of crickets. *Evolution, Lancaster, Pa.* 16: 407-428.
- WALLACE, G. K. (1958). Some experiments on form perception in the nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. exp. Biol.* 35: 765-775.
- WALLACE, G. K. (1959). Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål. *J. exp. Biol.* 36: 512-525.
- WALLS, G. L. (1942). *The vertebrate eye*. Cranbrook Press, Michigan.
- WALOFF, Z. (1946). A long-range migration of the desert locust from southern Morocco to Portugal, with an analysis of concurrent weather conditions. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 21: 81-84.
- WALOFF, Z. (1953). Flight in desert locusts in relation to humidity. *Bull. ent. Res.* 43: 575-580.
- WALOFF, Z. (1963). Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the Red Sea area. *Anti-Locust Bull.* no. 40, 93 pp.
- WALOFF, Z. and RAINEY, R. C. (1951). Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern Africa. *Anti-Locust Bull.* no. 9, 1-50.
- WALSH, E. O'F. (1961). *An introduction to biochemistry*. English Universities Press, London.
- WALSHE, B. M. (1950). The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions. *J. exp. Biol.* 27: 73-95.
- WATERHOUSE, D. F. (1957). Digestion in insects. *A. Rev. Ent.* 2: 1-18.
- WATERHOUSE, D. F. and DAY, M. P. (1953). Function of the gut in absorption, excretion, and intermediary metabolism. in Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
- WATERHOUSE, D. F. and WRIGHT, M. (1960). The fine structure of the mosaic midgut epithelium of blowfly larvae. *J. Insect Physiol.* 5: 230-239.
- WATERHOUSE, F. L. (1955). Microclimatological profiles in grass cover in relation to biological problems. *Q. Jl R. met. Soc.* 81: 63-71.
- WATSON, J. A. L. (1963). The cephalic endocrine system in the Thysanura. *J. Morph.* 113: 359-373.
- WAY, M. J. (1950). The structure and development of the larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 91: 145-182.
- WEBB, J. E. (1948). The origin of the atrial spines in the spiracles of sucking lice of the Genus *Haematopinus* Leach. *Proc. zool. Soc. Lond.* 118: 582-587.
- WEEVERS, R. de G. (1965). Proprioceptive reflexes and the co-ordination of locomotion in the caterpillar of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera). in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- WEEVERS, R. de G. (1966a). The physiology of a lepidopteran muscle receptor. I. The sensory response to stretching. *J. exp. Biol.* 44: 177-194.
- WEEVERS, R. de G. (1966b). The physiology of a lepidopteran muscle receptor. II. The function of the receptor muscle. *J. exp. Biol.* 44: 195-208.
- WEIR, J. S. (1959). The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the ant *Myrmica*. *Insectes soc.* 6: 271-290.
- WEIS-FOGH, T. (1949). An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. *Nature, Lond.* 164: 873.
- WEIS-FOGH, T. (1952). Fat combustion and metabolic rate of flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 237: 1-36.
- WEIS-FOGH, T. (1956a). Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 239: 459-510.
- WEIS-FOGH, T. (1956b). Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 239: 553-584.
- WEIS-FOGH, T. (1961). Power in flapping flight. in Ramsay, J. A. and Wigglesworth,

REFERENCES

- V. B. (Eds.), *The cell and the organism*. Cambridge University Press.
- WEIS-FOGH, T. (1964a). Functional design of the tracheal system of flying insects as compared with the avian lung. *J. exp. Biol.* 41: 207-227.
- WEIS-FOGH, T. (1964b). Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *J. exp. Biol.* 41: 229-256.
- WEIS-FOGH, T. (1964c). Control of basic movements in flying insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 18: 343-361.
- WEIS-FOGH, T. and JENSEN, M. (1956). Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 239: 415-458.
- WEITZ, B. (1964). Feeding habits of tsetse flies. *Endeavour* 23: 38-42.
- WELLINGTON, W. G. (1945). Conditions governing the distribution of insects in the free atmosphere. III. Thermal convection. *Can. Ent.* 77: 44-49.
- WELLINGTON, W. G. (1953). Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophaga aldrichi* Parker, and the orientation of the fly to plane polarised light. *Nature, Lond.* 172: 1177-1179.
- WENDLER, G. (1966). The co-ordination of walking movements in arthropods. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 229-250.
- WENNER, A. M. (1962). Sound production during the waggle dance of the honey bee. *Anim. Behav.* 10: 79-95.
- WENNER, A. M. (1964). Sound communication in honeybees. *Scient. Am.* 210: 116-124.
- WHEDON, A. D. (1938). The aortic diverticula of the Odonata. *J. Morph.* 63: 229-261.
- WHEELER, W. M. (1922). *Social life among the insects*. Constable & Co., London.
- WHEELER, W. M. (1926). *Ants. Their structure, development and behaviour*. Columbia University Press, New York.
- WHITE, M. J. D. (1954). *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press.
- WHITE, M. J. D. (1964). Cytogenetic mechanisms in insect reproduction. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 1-12.
- WHITE, R. H. (1961). Analysis of the development of the compound eye in the mosquito, *Aedes aegypti*. *J. exp. Zool.* 148: 223-239.
- WHITING, P. W. (1945). The evolution of male haploidy. *Q. Rev. Biol.* 20: 231-260.
- WHITTEN, J. M. (1957). The supposed pre-pupa in cyclorrhaphous Diptera. *Q. Jl microsc. Sci.* 98: 241-249.
- WHITTEN, J. M. (1962). Breakdown and formation of connective tissue in the pupal stage of an insect. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 359-367.
- WHITTEN, J. M. (1964). Connective tissue membranes and their apparent role in transporting neurosecretory and other secretory products in insects. *Gen. Comp. Endocrin.* 4: 176-192.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1931). The physiology of excretion in a blood-sucking insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). *J. exp. Biol.* 8: 411-427.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1942). The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissues of mosquito larvae. *J. exp. Biol.* 19: 56-77.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1952). Symbiosis in blood-sucking insects. *Tijdschr. Ent.* 95: 63-69.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1954a). Growth and regeneration in the tracheal system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 115-137.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1954b). *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge University Press.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1956). The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 97: 89-98.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1957a). The physiology of insect cuticle. *A. Rev. Ent.* 2: 37-54.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1957b). The action of growth hormones in insects. *Symp. Soc.*

- exp. Biol.* 11: 204-226.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1959a). Insect blood cells. *A. Rev. Ent.* 4: 1-16.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1959b). *The control of growth and form*. Cornell University Press, Ithaca.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1959c). The role of the epidermal cells in the migration of tracheoles in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. exp. Biol.* 36: 632-640.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1961). Some observations on the juvenile hormone effect of farnesol in *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 7: 73-78.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1963). A further function of the air sacs in some insects. *Nature, Lond.* 198: 106.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1964). The hormonal regulation of growth and reproduction in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 247-336.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1965). *The principles of insect physiology*. Methuen & Co., London.
- WIGGLESWORTH, V. B. and BEAMENT, J. W. L. (1950). The respiratory mechanisms of some insect eggs. *Q. Jl microsc. Sci.* 91: 429-452.
- WIGGLESWORTH, V. B. and SALPETER, M. M. (1962a). Histology of the Malpighian tubules of *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 8: 299-307.
- WIGGLESWORTH, V. B. and SALPETER, M. M. (1962b). The aeroscopic chorion of the egg of *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptera) studied with the electron microscope. *J. Insect Physiol.* 8: 635-641.
- WILDE, J. de (1947). Contribution to the physiology of the heart of insects with special reference to the alary muscles. *Archs. néerl. Physiol.* 28: 530-542.
- WILDE, J. de (1962). Photoperidism in insects and mites. *A. Rev. Ent.* 7: 1-26.
- WILDE, J. de (1964a). Reproduction. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- WILDE, J. de (1964b). Reproduction—endocrine control. in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.
- WILDE, J. de and BOER, J. A. de (1961). Physiology of diapause in the adult colorado beetle II. Diapause as a case of pseudo-allatectomy. *J. Insect Physiol.* 6: 152-161.
- WILLIAMS, C. B. (1930). *The migration of butterflies*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- WILLIAMS, C. B. (1951). Seasonal changes in flight direction of migrant butterflies in the British Isles. *J. Anim. Ecol.* 20: 180-190.
- WILLIAMS, C. B. (1958). *Insect migration*. Collins, London.
- WILLIAMS, J. R. (1951). The factors which promote and influence the oviposition of *Nemeritis canescens* Grav. (Ichneumonidae, Ophioninae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 26: 49-58.
- WILSON, D. M. (1962). Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. *J. exp. Biol.* 39: 669-677.
- WILSON, D. M. (1964). Relative refractoriness and patterned discharge of locust flight motor neurons. *J. exp. Biol.* 41: 191-205.
- WILSON, D. M. (1965a). Proprioceptive leg reflexes in cockroaches. *J. exp. Biol.* 43: 397-410.
- WILSON, D. M. (1965b). The nervous co-ordination of insect locomotion. in Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
- WILSON, D. M. (1966a). Insect walking. *A. Rev. Ent.* 11: 103-122.
- WILSON, D. M. (1966b). Central nervous mechanisms for the generation of rhythmic behaviour in arthropods. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 199-228.
- WILSON, D. M. and GETTRUP, E. (1963). A stretch reflex controlling wingbeat frequency in grasshoppers. *J. exp. Biol.* 40: 171-185.

REFERENCES

- WILSON, D. M. and WEIS-FOGH, T. (1962). Patterned activity of co-ordinated motor units, studied in flying locusts. *J. exp. Biol.* 39: 643-667.
- WILSON, D. M. and WYMAN, R. J. (1963). Physically unpatterned nervous control of dipteran flight. *J. Insect Physiol.* 9: 859-865.
- WILSON, E. O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organisation of mass-foraging. *Anim. Behav.* 10: 134-164.
- WILSON, E. O. (1963a). The social biology of ants. *A. Rev. Ent.* 8: 345-368.
- WILSON, E. O. (1963b). Pheromones. *Scient. Am.* 208, no. 4: 2-11.
- WOLBARSH, M. L. (1960). Electrical characteristics of insect mechanoreceptors. *J. gen. Physiol.* 44: 105-122.
- WOLFE, L. S. (1954a). The deposition of the third instar larval cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 49-66.
- WOLFE, L. S. (1954b). Studies of the development of the imaginal cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 67-78.
- WOLKEN, J. J., CAPENOS, J. and TURANO, A. (1957). Photoreceptor structures. III. *Drosophila melanogaster*. *J. biophys. biochem. Cytol.* 3: 441-447.
- WOODROW, D. F. (1963). Egg laying behaviour in locusts. Ph.D. Thesis, University of London.
- WOODROW, D. F. (1965). The responses of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. to the chemical composition of the soil at oviposition. *Anim. Behav.* 13: 348-356.
- WYATT, G. R. (1961). The biochemistry of insect haemolymph. *A. Rev. Ent.* 6: 75-102.
- WYATT, I. J. (1961). Pupal paedogenesis in the Cecidomyiidae (Diptera). I. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 36: 133-143.
- WYATT, I. J. (1963). Pupal paedogenesis in the Cecidomyiidae (Diptera). II. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, 38: 136-144.
- YEAGER, J. F. (1945). The blood picture of the southern army worm (*Prodenia uridania*). *J. agric. Res.* 71: 1-40.
- YOUNG, E. C. (1965a). The incidence of flight polymorphism in British Corixidae and description of the morphs. *J. Zool.* 146: 567-576.
- YOUNG, E. C. (1965b). Flight muscle polymorphism in British Corixidae: ecological observations. *J. Anim. Ecol.* 34: 353-390.
- ZEBE, E. C. and McSHAN, W. H. (1957). Lactic acid 1-glycerophosphate dehydrogenases in insects. *J. gen. Physiol.* 40: 779-790.
- ZHUZHNIKOV, D. P. (1964). Function of the peritrophic membrane in *Musca domestica* L. and *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. Insect Physiol.* 10: 273-278.
- ZIEGLER-GÜNDER, I. (1956). Pterine: Pigmente und Wirkstoffe im Tierreich. *Biol. Rev.* 31: 313-348.

TAXONOMIC INDEX

Some indication of the subject dealt with by each page reference may be obtained by cross-reference to the following table of contents.

PAGES	SUBJECT	PAGES	SUBJECT
3-20	head and appendages	418-422	adult emergence
21-37	feeding	426-436	epidermis and cuticle structure
38-55	alimentary canal	436-448	moulting and cuticle formation
56-66	digestion	449-463	tracheal system
66-69	absorption	463-471	gaseous exchange
70-82	nutrition	472-486	aquatic respiration
83-86	fat body	486-489	respiration of endoparasites
86-90	luminescence	490-496	excretory organs
90-106	metabolism	496-499	nitrogenous excretion
107-124	colour	499-512	salt and water regulation
127-134	thorax	515-529	nervous system, structure
134-141	legs	529-539	nervous system, functioning
142-157	terrestrial locomotion	539-542	learning
157-164	aquatic locomotion	543-549	compound eyes, structure
165-183	wings	549-564	compound eyes, functioning
184-200	movement of wings	564-569	visual responses
200-206	stability in flight	569-572	ocelli and stemmata
207-226	muscles	573-590	sound production, mechanisms
227-240	flight activity	590-596	sound production, significance
240-253	migration	597-615	mechanoreception (hearing)
257-269	abdomen	615-616	campaniform sensilla
270-280	male reproductive system	617-621	stretch and pressure receptors
280-297	female reproductive system	622-636	chemoreception
298-308	mating behaviour	636-652	temperature
309-322	sperm transfer	652-655	humidity
323-335	oviposition	659-674	circulatory system
335-344	egg	675-691	haemolymph
345-368	embryology	692-716	hormones
369-375	viviparity	717-731	diapause
375-377	polyembryony	732-748	pheromones
378-381	parthenogenesis		
381-382	paedogenesis		
383-387	hatching		
387-402	post-embryonic development		
403-418	metamorphosis		

قائمة المصطلحات العلمية

A

Absorption	امتصاص (غذاء مهضوم أو ماء ... الخ)
Absorptive region	منطقة امتصاص
Acceptance threshold	الحد المخرج للتنبيه
Accessory cell	خلية إضافية
Acephalic	بدون محفظة رأس متصلة واضحة ، كما في الكثير من الأطوار غير الكاملة لثنائية الأجنحة
Acetyl choline	أستيل كولين
Acetyl choline esterase	أستيل كولين إستريز
Acid gland	الغدة الحمضية أو غدة السم وتوجد في آلة اللسع للنحل والزناير
Acrotergite	الجزء الأمامي قبل الضلعي من صفيحة الترجة في الحلقة الثانية
Action potential	فرق الجهد على الغشاء العصبي الناتج من وجود تنبيه عصبي (جهد العمل)
Aculea	شعرة دقيقة إبرية الشكل توجد على أجنحة الحشرات حرسية الأجنحة
Aedeagus	ليس لها القدرة على تحريك أجزاء الفم كما في الكثير من العذارى
Adiaphaemocytes	خلايا غير متحركة
Aedeagus	القضيب أو عضو الإيلاج في الذكر
Afferent or motor fibers	ليفة مصورة أو محرك
Afferent or sensory axon	محور حسي (موصل)
Aggressive stridulation	الصرير العلواني
Air sac	كيس هوائي
Aliform muscles	عضلات جناحية
Alimentary canal	القناة الهضمية في الحشرات
Alinotum	صليبات الجناح الحاملة للصفحة الظهرية للصدر الجناحي
Alkaline gland	الغدة القاعدية وهي غدة ثانوية توجد في آلة اللسع للنحل والزناير
Allomone	مادة متداولة في الاتصالات الكيميائية بين الأفراد من مختلف الأنواع ، وتفيد الراسل أو كلا من الراسل والمستقبل
Ambulatory	مهيأ للمشي
Ametabolous	بدون تحول ملحوظ ، كما في بروتورا

minotic cavity	تجويف رهلي يوجد الجنين على سطحه الظهري ويحدد هذا التجويف بغشاء
mphipneustic	طرق التنفوس
mplexiform	في حرشفية الأجنحة . طريقة ارتباط الجناح التي فيها يتم للمنطقة العضدية من الخناح الخلفي
nal lobe	أن تبرز أسفل الجناح الأمامي
nal palpillae	الجزء الخلفي من الجناح الذي تشغله العروق الخلفية
nal siphon	ملاص شرعية
namorphosis	محس شرجي
nautogenous	نمو بعد جنيني تتم فيه إضافة حلقات بطنية في وقت الانسلاخ
Angulate	الحشرات اللاذاتية التكاثر
Anterior valve	تكون زاوية ، وهو عكس التدوير
Annular	صمام أمامي
Annular ledges	يشبه الحلقة أو حلقي الشكل
Annulate	ننوعات حلقة
Anteclypeus	حلقي ، يحمل أقساما حلقة الشكل
Antecosta	الجزء السفلي من الجبهة الدرقية في الحشرات الماصة
Antecostal suture	العرق الداخلي المميز للحد بين حلقي والذي تندغم به العضلات الطولية للحلقة الثانية
Antenna	الدرز الخارجى الذى يدل على العرق الداخلى (الدرز قبل الضلعي)
Antennifer	قرن استشعار
Anus	زائدة مفصلية في التجويف الذى يخرج منه قرن الاستشعار
Aorta	فتحة الشرج (نهاية القناة الهضمية)
Apneustic	الأورطى
Apodeme	مفلق التنفوس
Apodous	نمو داخلى من الجليد ترتبط به العضلات
Apolysis	بدون أرجل
Apophysis	انسلاخ داخلى
Aposematic	نمو داخلى من الجليد ترتبط به العضلات
Appendages	إنذار ، كما التلون التكررى الواضح ، أو اتخاذ سلوك الحيوانات السامة أو الخطرة
Appendiculate	زوائد
Apposition eyes	تحمل زائدة أو زوائد
Apposed	العيون المتقابلة
Aptery	لها أسطح متجاورة أو عكس بعضها البعض
	الحالة التي تنعدم فيها الأجنحة

Apterygota	الحشرات عديدة الأجنحة
Aquatic insects	حشرات مائية أى تعيش فى الماء
Arista	شوكة كبيرة ، تكون ظهريّة فى العادة على العقلة القميّة لقرن الاستشعار فى بعض ثنائيات الأجنحة
Arolium	قرص يشبه الوسادة بين مخليّ الرسخ ، (مستقيمة الأجنحة) ، أو وسائل مزدوجة نصفية الأجنحة
Arrhenotoky	تولد بكرى يكون فيه النسل كله من الذكور
Asexual	ليس به أجناس منفصلة ، ينشأ عن التوالد البكرى
Astrotaxis	التحرك النجمى
Atrium	الدهلز
Atrophied	غير نام ، أثرى
Attenuate	مدبب القمة
Automize	بتر عضو
Axillary cord	الحبل المحورى
Axillary sclerites	صلبيات عند قاعدة الجناح
Axon	محور عصبي

B

Basal cell	فى غشائية الأجنحة ، خلية توجد بالقرب من قاعدة الجناح
Basal vein	فى غشائية الأجنحة ، عرق يصل بين العرقين التحت ضلعى والزندى
Basalare	فوق البلورا فوق الإسترنة التى تندغم بها العضلات البلورية الجناحية الأمامية
Basement membrane	غشاء قاعدى
Basitarsus	العقلة الرسفية القاعدية
Bifid, Bifurcate	شق متشعب ، ينقسم إلى جزئين
Bipectinate	ذو زوائد مشطية الشكل أو تمتد على كلا الجانبين ، كما فى قرن الاستشعار المشطى المضاعف
Bipolar	ثنائية القطب
Bisexual	به جنسان واضحان
Bitter substance	المواد المرة
	زوائد مجوفة من جدار الجسم يقوم فيها الدم بدورة ولكن ينقصها وجود القصبات الهوائية ، توجد فى يرقات
Blood gill	الحشرات داخلية الأجنحة ، من المحتمل أنها تعمل على حفظ التوازن الأيونى
Blotch mines	أنفاق عريضة غير منتظمة تنشأ فى الأوراق خاصة بواسطة يرقات حرشفية الأجنحة
Brachypted	الحالة التى تكون فيها الأجنحة قصيرة أو أثرية

Brain	خ
Brood	في إستربسترا ، هو الفراغ الموجود بين بطن الأنثى و جلد التعذير ، والذي من خلاله تخرج المثلثيات
	passage
Bursa Copulatrix	غرفة تزواج ، كما في حرشفية الأجنحة
Bursh border	حافة شبيهة بالفرشاة

C

Calypter	ثنية قاعدية صغيرة أو فص في الحافة الخلفية لجناح ثنائية الأجنحة تغطي دبوس التوازن
Calyx	الكأس
Campodeiform	مظهر جسمها العام يشبه Campodeidae (ديلورا) ، ويستعمل الاصطلاح لوصف اليرقة
Candal vesicle	مثانة زعنفية
Capitate	صولجاني الشكل ، ذو استطالة قمية مفاجئة
Caudate	يحمل زائدة أو امتداد يشبه الذيل
	في بعض غشائيات الأجنحة ، العمر اليرقي الأول الذي فيه تشكل الحلقة البطنية النهائية امتداد يشبه الذيل
Caudal larvae	
	(جمعها Cenchri) فص غشائي رقيق أو مسافة موجودة على كل من جانبي ظهر الصدر الخلفي لغشائيات
Cement	أصمحت
Cenchrus	الأجنحة السقفية
Cephalic trachea	قصبه هوائية رأسية
	الرأس والصدر المتداخلان في العناكب والقشريات ، وذلك الجزء من العنبرى المكبلة الذي يغطي الرأس والصدر ،
Cephalothorax	كما في إستربسترا
Cerus	(جمعها Cerci) زائدة من الحلقة البطنية الحادية عشرة
Cervix	الرقبة (العنق)
Cervical sclerites	صلبيات صغيرة على الفشاء بين الرأس والصدر
Chaeta	شعر أو شوكة متمفصلة
	(جمعها Chataetosemata) في حرشفية الأجنحة أعضاء حسية توجد على الرأس بين العينين وقرون
Chaetosoma	الاستشعار
Chaetotaxy	تنظيم وتسمية الأشواك أو الشعيرات الموجودة على الهيكل الخارجي
Cheliform	شكلها يشبه ماسك أو كلابة
Chemical sense	أعضاء الحس الكيميائية

Chemoreception	الاستقبال الكيميائي
Chordotonal S. O	أعضاء حس وتربية
Chorion	الغلاف الخارجى فى البيضة الحشرية
Chrysalid	الطور العذرى العارى للفراشة
Cibarium	التجويف الفمى بين البلعوم والمرىء
Circumvirion	فى ذكر ثنائية الأجنحة ، دورة مقدارها ٥٣٦٠ لأعضاء التناسل الخارجية حول محورها الطولى
Clavate	يتضخم تدريجياً فى اتجاه القمة ليشكل صولجاناً
Clavus	فى نصفية الأجنحة ، الجزء الخلفى البياضى أو المثلثى من الجناح الخلفى
Cleavage	التفلىج أو الانشطار
Cleogenal suture	حز يفصل بين الدرقة والحد
Cleptoparasite	نوع يستعمل عش وموئن نوع آخر ، كما فى النحل المتطفل السارق
Cloaca	غرفة عامة يصب منها كل من الشرج والفتحة التناسلية (المجمع)
Closer muscle	عضلة غالقة
Clypeus	المنطقة الأمامية من الرأس التى تتصل بها الشفة العليا
Coagulation	التجلط
Coarctate pupa	عذراء محبوسة داخل الجليد المتصلب للعر البرق الأخير ، كما فى بعض الحشرات ثنائية الأجنحة
Cocoon	كيس مصنوع من الحرير كلياً أو جزئياً ، يتم داخلة التعذير « شرنقة »
Codlingmoth	دورة ثمار التفاح
Coiled labyrinth	تية ملتف
Collaterals	زيجات عصبية
Collophore	فى كوللمبولا ، بروز بطنى ضخيم من الأسترته البطنية الأولى
Commensal	أحد الأحياء المشتركين فى عشرة واحدة
Commensalism	ارتباط نوعيه ببعضهما ، دون أن يضر أحدهما الآخر ، مع استفادة أحدهما على الأقل
Common oviduct	القناة الوسطى غير المزودة التى يمر فيها البيض
Conditioning	التكيف
Confluent	يلتقيان ببعضهما ، يندمجان
Convergent synapse	الشبك المتجمع
Copulation song	صوت التزاوج
Corbiculum	فى النحل ، شعر متفرع شبيه بالسلة على الساق الخلفى من أجل حمل حبوب اللقاح
Coriaceous	سميك ، خشن وريشى
Corium	(المتقرون) متجانسة الأجنحة ، جزء قاعدى طويل من الجناح الأمامى ، يكون مغلف عادة ، جلدى
Cornified	صفحية عرضة قوية

Corporus cardiacum	الغدة القؤادية
Cosmopolitan	يوجد في أغلب أنحاء العالم
Courtship	الغزل
Coxa	العقلة القاعدية من الرجل (الحرقفة)
Cremaster	في حرشفية الأجنحة ، الخطاطيف الطرفية التي تعلق بها العنراء نفسها
Crepuscular	تنشط عند الفجر
Crochet	في حرشفية الأجنحة ، الأشواك المقوسة أو الخطاطيف الموجودة على الأرجل الأولية لليرقات
Crypsis	الاختباء ، التخفى (Cryptic متخفية)
Crypt	حويلة
Cryptic coloration	اللون التكرى ، التكر
Cryptonephridia	كلية حوصلة
Cryptonephry	الارتباط الوثيق بين قنيتا مليجي بالمى الخلفى ، وهو محور يهدف إلى تقليل فقد الماء (جمعها (Ctenidia) في حالة الأجنحة (البراغيث) وبعض المتطفلات الخارجية ، مشط من أشواك قصيرة مفلطحة (ctenidia)
Ctenidium	الغرق العضلي
Cubital vein	جسمها مسطح لأقصى درجة ، مع اتجاه الأرجل للجانبين ، ويستعمل هذا الاصطلاح لليرقات
Cucujiform	في متجانسة الأجنحة ، منطقة صغيرة مثلثة الشكل من المتقرن محددة بشق وتدى
Cuneus	خلايا محبة للنحاس توجد بالمى الأوسط
Cuprophilic cells	مهياة للجري
Cursorial	الطبقة الخارجية اللاخلوية من جدار الجسم
Cuticle	تنوء جليدى
Cuticular process	جليدين
Cuticulin	توالد بكرى يحدث بين جيل وآخر ، كما في سينييدات
Cyclical parthenogenesis	تغير موسمي في مظهر الجسم ، كما في افبيديدى وسنيديدى وغيرها من الحشرات
Cyelomorphosis	

D

Decomposer	أحد الأحياء الذى يلتهم المواد العضوية الميتة
Dectious	ها القدرة على تحريك الفكوك العلوية ، ويستعمل الاصطلاح لطور العنراء
Delayed parasitoidism	شبه تطفل يظل فيه بيض شبه المتطفل في حالة سكون داخل طور من أطوار العائل في سن مبكر ، فإذا اقرب العائل من تمام نضجه ينمو شبه المتطفل سريعاً
Denocytes	خلايا نبيذية
Dentocerebrum	المتخ الأوسط

Denticle	تراكيب شبيهة بسن أو أسنان صغيرة
Dentocerebrum	المخ الأوسط
Dispersal of hormones	انتشار الهرمونات
Deutocerebrum	جزء من المخ ينفذ قرون الاستشعار (المخ الثانى)
Development	التطور
Diapause	السكون الفسيولوجى
Diaphragm	حجاب حاجز
Digestion	هضم (تحليل المادة الغذائية إلى مكونات سهلة الامتصاص)
Diet	طعام
Digitate	إصبعيا الشكل
Dimorphic	يحدث في مظهرين واضحين
Diostaris	مرحلة التمدد
Diploid	مزدوج ، مكتمل الصبغيات الأمية والأبوية
Direct flight muscles	عضلات ظهرية جانبية ترتبط بالصلبيات الموجودة عند قواعد الحناح
Discal cell	خلية متضخمة غالباً ، توجد في الجزء المركزى من الجناح
Disruptive colouration	نموذج للتلون يهدف إلى تنكير حدود الجسم الخارجية
Ditrysan	في حرشفة الأجمة ، يدل على وجود فتحات جنسية مستقلة للتزاوج وآلة وضع البيض
Diurnal	نشطة أثناء النهار
Donnan equilibrium	معادل دونان
Dorsal Commissure	وصلة ظهرية
Dorsal diaphragm	حاجز ظهرى
Dorsal longitudinal trunk	جذع طولى ظهرى
Dorsal orifice	فتحة ظهرية
Ductus seminalis	في إناث حرشفية الأجمة ، الأنبوبة التى ترتبط بين كيس السفاد وقناة المبيض المشتركة

E

Ecdysial line	خط ضعيف التكوين في الجليد ينشق الجليد من خلاله أثناء الانسلاخ
Ecdysis	انسلاخ خارجى
Eclosion	عملية القفص أو الخروج من البيضة
Ecdysial line	طفيل يعيش خارجيا على جسم عائله
Ectoparasitoid	شبه طفيل يعيش خارجيا على جسم عائله
Efficiency of food utilization	كفاءة الاستفادة من الطعام

Ejaculatory duct	القناة القاذفة في الجهاز التناسلي الذكري
Electrolytes	التحليل الكهربي
Electroretinogram	التسجيل الكهربائي للشبكية
Elytriform	له شكل الغمد
Elytron	جناح أمامي جلدي الحافة ، خصوصا في غمدية الأجنحة
Emarginate	محزز أو مسنن
Embryology	علم الجنين
Empodium	تركيب يشبه الشوكة أو يشبه الوسادة يوجد بين المخالب ، خصوصا في ثنائية الأجنحة
Endemic	عام في منطقة جغرافية معينة
Endochorion	طبقة القشرة الداخلية للكوريون المغلف لبيضة الحشرة
Endocrine organs	الغدد الصماء
Endocuticle	الطبقة الداخلية غير المتصلة من الجليد الخارجي
Endoparasite	طفيل يعيش داخل المائل
Endoparasitoid	شبه طفيل يعيش داخل المائل
Endopterygote	تنمو أجنحتها من العنق ، عضو في داخلية الأجنحة
Endoskeleton	الجزء الداخل من الهيكل
Energy (for contraction)	الطاقة (اللازمة للانقباض)
Entognathous	لها فكان علويان وفكان سفليان تسحب إلى داخل حيوب في الرأس (داخلية الفكوك)
Epicranium	فوق جمجمي
Epicuticle	الطبقة الخارجية السطحية من الجليد
Epidermis	طبقة مكونة من صف واحد من الخلايا توجد أسفل جدار الجسم
Epipharynx	السطح الداخلي الشبيه بالفص من الشفة العليا
Epiphysis	في بعض حرشغيات الأجنحة ، زائدة متمفصلة على الساق الأمامي
Epipleurite	الصفحة القاعدية والصفحة العلوية من الصليبات الجانبية
Epiproct	الصفحة الظهرية للحلقة البطنية الحادية عشرة
Episternum	القسم الأمامي من البلورا الصدرية
Eruciform	يسروعية الشكل
Eucephalic	في ثنائية الأجنحة ، تدل على وجود محفظة رأس واضحة
Exarate pupe	عذراء تكون فيها الأطراف محررة من الجسم كما في غمدية الأجنحة
Excretion	الإخراج ، طريقة التخلص من المواد النيتروجينية اللابروتينية
Excurrent ostia	فتحات جانبية بطنية (فتحات قوادية)
Exochorion	طبقة القشرة الخارجية للكوريون المغلف لبيضة الحشرة

Exocuticle	الطبقة الخارجية المتصلبة من الجليد الخارجى
Exopterygota	تنمو أجنحتها خارجيا ، عضو فى خارجية الأجنحة
Extensor tibialis	العضلة الباسطة القصية
Exuvia	جلود انسلاخ العنابر أو اليرقات فى وقت التحول

F

Facultative	لها القدرة على المعيشة تحت أكثر من ظرف معين
Fat body	جسم دهنى
Feed	اغتناء
Fertilization	الإخصاب ، أى اندماج محتويات حيوان منوى مع محتويات بويضة
Filiform	خيلى الشكل ، أسطوانى ذو قطر واحد تقريبا
Filter chamber	فى متجانسة الأجنحة ، غرفة الترشيع بين المعى الأمامى وبداية المعى الخلفى
Filter feeding	الاعتماد على جزيئات صغيرة تمتجز من الماء
Flabellate	مروحية الشكل ، ذات زوائد رقيقة تشبه الصفائح توجد مسطحة بعضها عكس بعض
Flagellum	الجزء من قرن الاستشعار الذى يلى العزق (الجزء الطرفى)
Foliate	ورق الشكل
Food storage	تخزين الطعام
Foramen magnum	الفنحة الخلفية للجمجمة
Forcipate	يحمل زوائد ملقطة الشكل
Forcipiform	ملقطة الشكل
Fore gut	المعى الأمامى (الجزء الأمامى من القناة الهضمية)
Form perception	تمييز الشكل
Fossorial	مهيأ للحفر
Frenate	يحمل مشبك شوكة
Frenulum	فى حرشفية الأجنحة ، الزائدة الشبيهة بالشوكة التى تخرج من قاعدة الجناح الخلفى وتمتد أسفل الجناح الأمامى ، وتعمل على ترابط الأجنحة أثناء الطيران
Frons	الجزء الأمامى من الجمجمة أسفل الهامة وفوق الدرفة
Frontal ganglion	العقد الجبهة
Frontoclypeal suture	حز مستعرض يفصل بين الجبهة والدرفة ، ويعرف أيضا باسم epistomal suture
Frontogenal suture	حز يفصل بين الجبهة والحد

Fungivorous	تتذى على الفطريات
Furca	أداة إستراتيجية داخلية متفرعة في كوللمبولا زائدة من الحلقة البطنية السادسة تستخدم في القفز
Furcula	أداة متفرعة
Fusiform	خزلي الشكل ، يبرز من كلا الجانبين

G

Galea	فص الخارجي من الفك السفلي
Gall	و نباتي شاذ ، ينشأ عن تنبيه خارجي ، غالبا من الحشرات
Ganglion	نقد عصبية
Ganglion cells	خلايا عقدية
Gaster	، غشائية الأجنحة ، الجزء الأقصى (البعيد) من البطن ، عادة ما يكون كرويا
Gena	لخد أو الجزء الخلفي من الرأس الذي يوجد بجوار وأسفل العين
Generator potential	ولد الجهد
Genital segment	لحقتان البطنيتان ٨ ، ٩ .
Genitalia	أعضاء التناسلية الخارجية
Geometrids noctuids	فراشات الليلية
Gland	لدة (عضو مفرد لمركبات كيميوية داخل الحشرة)
Glial cells	خلايا الغراء العصبي
Glial elements	مركبات غرائية
Glossa	حد القصين الداخليين للشفة السفلى
Gonopore	فتحة الخارجية للقناة القاذفة (في الذكور) أو قناة المبيض (في الإناث)
Gonostylus	مقلة الطرفية من القطعتين الجانبيتين اللتان تكونان غلاف القضيب
Gradate veins	سلسلة من العروق المستعرضة العابرة ، كل منها يوجد قبل أو بعد الآخر
Granular haemocytes	خلايا دم محبة
Growth	و (الزيادة في وزن وحجم الحشرة)
Gula	منطقة الوسطى السفلية المتصلة الموجودة بالجزء الخلفي للجمجمة في بعض الحشرات
Gular sutures	مردوز المزدوجة التي تشكل الحدود الجانبية للبلعوم
Habituation	ترويض « التعويد »
Haemopoietic organ	عضو الخلق لخلايا الدم

H

Haltere	الأجنحة الخلفية المختزلة الشبيهة بالذبوبس في ثنائية الأجنحة
Hatch	فقس (خروج طور غير كامل من البيضة)
Hamate	ترابط الأجنحة بواسطة المشبك الخطاطي
Hamuli	(hamulus) في غشائية الأحمحة ، الشعر الحطافي الشكل الموجود على الحافة القائدة للحاج
Haploid	الخلفى التى تشترك بأسفل الطية الخلفية من الجناح الأمامى
Hemelytron	ذات صبيغات فردية (أمية) كاملة
	في نصفية الأجنحة ، الجزء الأمامى الجلدى للجناح الأمامى
	في ثنائية الأجنحة ، الحالة التى يتكون فيها محفظة الرأس اختزلة وسطا
Hemicephalic	بين الرأس الحقيقية وغير الحقيقية
Hemimetabolous	النمو عن طريق التحول التدرجى أو غير الكامل ، كما في مستقيمة الأحمحة
Hemocoel	تجويف الجسم في الحشرات وغيرها من المفصليات
Hemolymph	السائل الذى يملأ تجويف الجسم
Herbivorous	تفتدى على النباتات الحية نباتية الاغتذاء
Heteroneurous	لها أجنحة أمامية وخلفية التعريق
hexapoda	تلك المفصليات التى لها ثلاثة أنواع أزواج من الأرجل
Hexapodpus	لها ثلاثة أزواج من الأرجل
Hind gut	المعى الخلفى (الجزء الخلفى من القناة الهضمية)
Hinge	مفصلة
Holoblastic cleavage	نموذج من انشطار الخلية الجينية التى تنقسم فيها البيضة بأكملها من حلايا
Holometabolous	تنمو عن طريق التحول الكامل
Honey comb border	حافة شبيهة بقرص العسل
Hormone	مادة تفرز في جزء من الجسم وتمارس تأثيرها في جزء آخر منه
Humeral plate	صفيحة في الجزء الكتفى من الجناح
Humeral region	القاعدة الأمامية من الجناح
Humeral suture	في التمل الأبيض ، خط ضعيف تنقسم عنده الأحمحة بعد طيران الرفاف
Humeral veins	في حرشية الأجنحة ، العروق التى تقوى الجزء القاعدى من الحافة القائدة للجناح الخلفى
	(جميعها humeri) الكتف في ثنائية الأحمحة ، الزوايا الأمامية للصدر الأوسط ، في
Humerus	غمدية الأجنحة الزوايا الخارجية للقدم
Hyaline	شفاف . زجاجى
Hydrofuge	طارد للماء غير قابل للابتلال
Hypermetamorphosis	نموذج من النمو الذى فيه تمر الحشرة بأكثر من عمر يرق منفرد واضح (فرط التحول)

Hyperparasitoidism	الحالة التي يغتذى فيها شبه الطفيل على شبه طفيل آخر شبه تطفل مفرط
Hypocerebral g.	عقدة تحت المخ
Hypognathous	لها أجزاء فم تتجه إلى أسفل
Hypomeron	في غمدية الأجنحة ، الجزء من الصفيحة الظهرية للصدر الأمامي التي تلتوى أسفل الحافة الجانبية
Hypopharynx	تركيب يشبه اللسان يوجد في التجويف القبل فمى الموجود بين أجزاء الفم
Hypostoma	جزء من تحذ الخد محدد بواسطة الدرز تحت الفمى
Hypostomal bridge	الجزء الأوسط الذى تتحدد فيه المناطق التحت فمية خلف أجزاء الفم
Hypostomal suture	جزء من الدرز تحت الخدى إلى الخلف من الفكوك العلوية

I

Imaginal disc	قرص حيوى
Incurrent ostia	فتحات أذينية
Inflexion of cuticle	ثنية جلدية
Ingestion	تناول الطعام
Indire fertilization	انتقال الحيوانات المنوية عن طريق حوامل الحيوانات المنوية التى توضع فوق أسطح البيئة ، حيث تلتقطها الأنثى كما فى كوللمبولا
Indirect Flight muscles	عضلات ترجية إسترنية وطولية إسترنية توجد فى الصدر الجناحي
Innervation	التغذية العصبية (إمداد عضو بالأعصاب)
Inquilinism	عادة المعيشة كضيف فى عش أو مأوى كائن آخر
Insemination	التلقيح
Instar	عمر من أعمار طور معين لحشرة يوجد بين انسلخين
Integument	جدار جسم الحشرة وهو يتكون من الجلد وخلايا البشرة
Intercoxal process	فى غمدية الأجنحة زائدة من الحلقة البطنية القاعدية تمتد بين الحرقفتين الخلفيتين
Invagination	أغوار
Isolating mechanism	الفروق فى التوزيع الجغرافى ، والحالة الطقسية والسلوك أو التركيب الوراثى التى تحول بين تزاوج العشار

J

Johnston's organ	عضو حسى على عرق قرن الاستشعار
jugal fold	الطية الخلفية القاعدية الموجودة بين المناطق الوجنية والخلفية للجناح

Jugal lobe	الجزء الخلفى القاعدى من الجناح ، الخدد بالطية الوجنية
Jugate	في حرشية الأجنحة والترايكوبترا ، ذات أجنحة تترايط بواسطة آلة الشبك الإصبعية
Jugum	في بعض حرشيات الأجنحة وفي الترايكوبترا ، فص قاعدى من الجناح الأمامى يتحاضن مع الجناح الخلفى ، ويعمل على تريبط الأجنحة أثناء الطيران

K

Kairomone	مادة يجرى تبادلها في الاتصالات الكيماوية بين أفراد مختلفة يستفيد مه مستقل هذه المادة
Keel	حافة حادة الارتفاع
Kineses	الحركة التنبؤية

L

labellum	في ثنائية الأجنحة الطرف اللحمى من الشفة السفلى
Labrum	الشفة العليا التى تتصل بالدرقة
Lcinia	الفص الأوسط للفك السفلى
Lacuna	فجوة
Lamellate	شريطية الشكل أو ورقية الشكل ، أو تتكون من شرائط رقيقة
Lamina ganglionaris	الطبقة العصبية — (العقدة العصبية الصفائحية)
Lanceolate	رمحية الشكل ، تستدق عند نهايتها الحادة
Larva	الطور غير الناضج من الحشرات الكاملة التحول ، الذى يسبق طور العذارى
Larviform	يشبه اليرقة
Latent learning	التعلم الخفى
Lateral longitudinal trunk	جذع طولى جانبي
Laterotergite	صلبية جانبية على الظهر ، أوضح من الترجة الوسطى الرئيسية
Ligament	رباط
Lipopilic cells	خلايا محبة للدهن توجد في المعى الأوسط
Locomotion	التحرك
Lumen of tube	مجرى الأنبوية
Luminescence	التلألؤ (انبعاث الضوء)

M

Macroecithal	بيضة ذات كتلة كبيرة من المخ
Macrotrichia	في ثنائية الأجنحة ، الشعر الكبير الموجود على الأجنحة
Mala	المص الوحيد من الفك السفلى في بعض يرقات داخلية الأجنحة
Malpighian tubules	الأجهزة البيولية للحشرات ، طويلة أسطوانية ، ذوات نهايات أعورية (مقفلة) تصب في المعى الخلفي
Mandibulate	بها فكوك علوية صالحة للعض أو المضغ
Marginal cell	في ثنائية الأجنحة وغشائية الأجنحة ، حلقة تحف بالحواف الأمامية القصبوى للحناح أعلى البقع الجناحية
Marginal vien	في غشائية الأجنحة العرق الذى يحدد الخلية الحافية من الخلف ، أى عرق يوجد بالقرب من حافة الجناح
Mass provisioning	في النحل الانفرادى والزباير ، مخزون من الطعام يكفى للنمو اليرق ، يزن قبل وضع البيض
mechanoreceptors	أعضاء حس ميكانيكية فضلات إخراجية من بقايا الطور اليرق يقذف بها بعد فترة وجيزة من خروج الحشرة البالغة في بعض الحشرات
Meconium	زائدة طويلة من الفرقشرجى (المحيط الدنى الوسطى)
Median caudal filament	زوج من الصفائح عند قاعدة الحناح بالقرب من العرقين الأوسط والزدى
Median plates	كتلة نخاعية خارجية
Medulla externa	كتلة نخاعية داخلية
Medulla interna	أى جزء غير مقبت ولا متصلب من جدار الجسم ، الجزء من الجناح الموجود بين العروق (غشاء)
Membrane	فرق الجهد الكهربى الناتج على جهتي غشاء البقعة العصبية في عدم وجود التحرك القمري
Membrane potential	تنبيه عصبي (الجهد الغشائى) ويسمى أ Resting وقيمه بالسالب
Menotaxis	الصلبية البعيدة من بعد الذقن
Mentum	النموذج الظاهرى من انقسام الخلية الجنيني ، والذى ينقسم فيه نواة وسيتوبلازم البيضة فقط
Meroblastic cleavage	في ثنائية الأجنحة الجزء الجانبي القاعدى من الحرقفة ، الذى يندغم في الصدر
Meron	الجزء القاعدى الجانبي للحرقفة الذى يتحد مع الجزء الجانبي من فوق البلورا
Meropleuron	مقدم اصطلاح يدل على الوسط أو العدد الأوسط من سلسلة أعداد
Mes (O)	جليد أوسط
Mesocuticle	الحلقة الثانية أو الوسطى من الصدر
Mesothorax	

Meta	مقدم اصطلاح يدل على الجزء الخلفى من تركيب أو العدد الخلفى من سلسلة أعداد
Metabolism	الأيض (التمثيل الغذائى)
Metamorphosis	تغير مظهر الجسم الذى منه تمر الحشرات أو الأحياء فى نموها نحو الطور اليافع
Metapneustic	خلفى الثغور
Metathorax	الحلقة الأخيرة من الصدر
Micravilli	الخملات الدقيقة وتوجد فى المعى الأوسط
Microlecithal	احتواء بيضة على كمية قليلة من المح ، كما فى كوللمبولا
Microtrichia	الشعر الدقيق فى أجنحة ثنائية الأجنحة وبعض الحشرات الأخرى
Mid gut	المعى الأوسط (الجزء الأوسط من القناة الهضمية)
Mimicry	تشبه: كائن ما بكائن آخر ، بعيد القرابة به
Mitochondria	الأجسام التسيحية (تحتوى على إنزيمات الأكسدة
Model	فى محاكاة باتسيان ، الكائن الكريمة الطعم الذى يماكيه الآخرون
Modifications	تحويلات (كما فى أجزاء الفم أو الأرجل أو الأجنحة ... الخ)
Molarlobe, mola	الجزء القاعدى من الفك العلوى ، الذى يتحور عادة كسطح طاحن
Moniform	يتركب من عقل سبحية الشكل
Monophyletic	نشأ من مظهر سلفى واحد
Monopolar	وحيدة القطب
Monocondylic	أحادية الارتفاق أو التفتصل
Motor fibers	ألياف محركة
Mouthhooks	يدل على الحالة التى يصب فيها الجهاز التناسلى فى فتحة واحدة داخل المجمع
Moult	الانسلاخ تخلف الحشرة من جليدها القديم وتكوين جلد جديد
Moulting	انسلاخ
	فى ثنائية الأجنحة السيكلوراهافية ، التركيب الثانوى الشبيه بالفكوك العلوية الذى يوجد
Mouthhooks	على جانبي الدهليز
Movable lever	رافعة متحركة
Movement	الحركة (حركة جسم أو رجل أو جناح)
Movement perception	تمييز الحركة
Mullerian mimicry	المحاكاة المالوربانية ، وهى محاكاة تشترك فيها عدة أحياء كريمة الطعم فى تشابه متبادل
Mult	العملية المكتملة لنزع الجليد القديم
Multinucleate cells	خلايا متعددة الأنوية
Muscle	عضلة
Muscle fibre	ليفة عضلية

Muscle membrane	غشاء عضلي
Muscle tonus	التوتر العضلي
Muscular diaphragm	حاجز عضلي
Myrmecophile	كائن حي يعيش مع النمل ، إما كمفترس أو معاشر

N

Naiad	في الحشرات الناقصة التحول ، أى حورية مائية
Nauste	في النمل الأبيض ، نموذج من الجنود تفتح غدة الجبهة فيه في قرن متوسط
Nauplioid larve	في غشائية الأجنحة المتطفلة ، العمر اليرق الأول الذى يشبه يرقة النوبوليوس في القشريات
Necrosis	تحلل
Nectariferous	تفتدى على الرحيق
Negative phototaxis	سالب الاستجابة للضوء
Neoptera	تلك الحشرات التى تمتاز بميكانيكية طيران تشبه تلك الموجودة في الحشرات الحديثة
Neopterous	لها ميكانيكية طيران تشمل تعضيل غير مباشر مع القدرة على الأجنحة فوق الظهر عند الراحة
Neoteny	تصل إلى نضجها الجنى في أثناء الطور اليرق (neotenic)
Nephrocytes	خلايا كلوية
Nerve cell	خلية عصبية
Nerve cord	حبل عصى
Nerve impulse	نبض عصى
Neurallamella	الغلاف العصى
Neuron	العصبون
Neuropile	المادة العصبية النخاعية
Neurosecretory axons	محاور عصبية مفرزة
Neurosecretory cells of brain	خلايا المخ العصبية المفرزة
Niche	الوضع البيئي لكائن ما ، مثل مفترس مائى في المجارى الصغيرة
Nocturnal	تنشط ليلا
	في غشائية الأجنحة ، الحلقة العقدية الشكل الموجودة عند قاعدة البطن ، وفي الرعاشات ،
Node, Nodus	عرق عابر يوجد بالقرب من الحافة الضلعية
Notal wing process	الزوائد الأمامية والخلفية في الصفائح الظهريّة الجناحية ، حيث تتمفصل الأجنحة

Notum	ترجة ، الجزء الظهري من حلقة صدرية
Nuptial flight	في النمل الأبيض وغشائية الأجنحة ، طيران الانتشار للمظاهر الجنسية ، طيران التزاوج
Nutrition	التغذية
	(جمعها Nygmata) عضو إحساس صغير ، يوجد أحيانا في الجزء الشعاعي أو الجزء الأوسط من الغشاء الجناحي
Nygma	كما في سبكية الأجنحة
Nymph	حشرة غير ناضجة من الحشرات ناقصة التطور ، أو ذات التطور التدريجي

O

Oblongum	في غمدية الأجنحة ، خلية معلقة في الجزء الأوسط من الجناح
Obtect	في العذارى ، لها زوائد ملتصقة جانبيا بجدار الجسم
Occipital	درز مستدير يوجد على الجزء الخلفي من حجممة الحشرة ، ويتبى عند مكان اتصال الفكين العلويين
	suture
Occiput	الجزء الخلفي من محفظة الرأس ، وهو بواسطة الدرز المؤخرى الأمامي ، والدرز بعد المؤخرى الخلفي
Ocellar traingle	في ثنائية الأجنحة ، المنطقة المحددة بثلاثة أعين بسيطة (عيونات)
Ocellus	(جمعها Ocelli) العيون البسيطة في الحشرة اليافعة
Olfactory receptors	المستقبلات الشمسية
	في غشائية الأجنحة ، وخصوصا النحل ، تزور أنواعا معينة من النباتات
Oligolectic	لجمع حبوب اللقاح أو الرحيق
Oligopneustic	قليل النفور
Ommatidium	وحدة فردية من وحدات العين المركبة (وحدة بصرية)
Omnivorous	لها اختيارات غذائية متباينة ، وتشمل مواد نباتية وحيوانية
Oocyte	بويضة
Ootheca	غطاء واقى لكتلة من البيض
Operculum	غشاء حشفي
Opisthognathous	لها أجزاء فم متجهة خلفيا جانبيا
Optic lobe	الفص البصري
Optomotor	الحركة البصرية
Optomotor reaction	التفاعل الحركي البصري
Organ	عضو
Oral vibrissae	في ثنائية الأجنحة ، زوج من الأشواك القوية يمتد على الجانبين بالقرب من المنطقة القمية
	(جمعها osmeteria) تركيب لحمي غدي قد ينشأ في أجسام بعض اليساريع يخرج منه إفراز ذو رائحة
Osmeterium	دفاعية

Osmotic pressure	الضغط الاسموزى
Ostia	فتحة جانبية
Ovariole	أنبوبة مبيضية
Ovary	مبيض
Oviduct	واحدة من زوج الأنابيب (عادة) التى يمر فيها البيض من المبايض إلى المهبل (قناة المبيض)
Oviposition	وضع البيض (عملية خروج البيض من جسم الأنثى)
Ovipositor	آلة وضع البيض (فى نهاية بطن الأنثى)
Ovoviparous	ينتج نسلا حيا ، وذلك بالاحتفاظ بالبيض حتى يفقس داخل جسم الأم

P

Paleopterous	الظفر عند الراحة
Palpifer	نوء يتصل به ملمس الفك السفلى
Palpiger	نوء يتصل به ملمس الشفة السفلى
Palpilla	بروز صغير لحمى يشبه الحلقة
Palpilliform	شبيه بالحلقة ، حلمى الشكل
Paraglossa	(جمعها Parglosse) زوج من الفصوص الجانبية للشفة ، تتصل بالحوذة (الجاليا)
Paramere	زوج من زوائد التزاوج فى الذكر
Parapoct	صفحة جانبية للحلقة البطنية الحادية عشرة
Parasitic castration	هو تأثير الطفيل الداخلى على الصفات المورفولوجية وتحولها إلى الجنس المضاد
Pars intercerebralis	العُمد البين مخية
Parthenogenesis	التكاثر دون إخصاب (البكرى)
Patagium	(جمعها Patagia) إحدى الفصوص الصغيرة التى تستند إليها الأجنحة الأمامية
	مشط ، فى غشائية الأجنحة ، الشعر الذى يحف بالأجزاء القاعدية من الفكوك السفلية والشفة السفلى وفى حرسية
Pecten	الأجنحة ، صف من الشعر يوجد فوق أصل قرون الاستشعار
Pectinate	مشطى الشكل
Pedicel	العقلة الثانية من قرن الاستشعار ، فى غشائية الأجنحة ، حلقة قاعدية أو اثنتين من حلقات البطن
Penis	عضو الإيلاج فى الذكر
Penultimate	التالى للأخير
Pericardial sinus	تجويف حول القلب
Perifaryon	جسم الخلية العصبية
Perikaryon	الخلية العصبية

Perinephric membrane	غشاء حول كلوى
Perineurium	غلاف الحزمة العصبية
Peripneustic	محيطى الثغور
Periproct	الجزء غير المتحلق من الجسم المحيط بفتحة الشرج
Peritrophic membrane	الغشاء حول غذائى الموجود بالمعى الأوسط فى بعض الحشرات
Perivisceral sinus	تجويف حول الأمعاء
Petionate	عضوى
Petiole	فى غشائية الأجنحة الحلقة البطنية القاعدية الأسطوانية
Phagocytic organs	الأعضاء الابتلاعية
Pharate	يدل على الطور من أطوار النمو المحبوس داخل جليد العمر السابق ، خصوصا البواغ المحبوسة داخل الجليد
Pharate instar	العذرى
Pheromone	الطور المستور
Phoresy	مادة تفرز خارجيا ، تفيد فى الاتصال بين أفراد نفس النوع
Pharagma	علاقة داخلية يتم عن طريقها نقل كائن حى بواسطة كائن آخر
Photokinesis	(جمعها Phragmata) شبه صفيحة مستعرضة غائرة من الهيكل ، تزيد عادة من
Physical gills	المساحة المتاحة لارتباط العضلات
Physogastry	توجيه ضوئى
Phytophagous	خيأشم طبيعية
Planidium	ذات بطن منتفخة (Physogastric)
Plasmato cytes	تفتدى على النباتات
Plastron	فى غشائية الأجنحة ، نموذج من اليرقات الأولية ذات الجسم المتصلب المتداخل ، وأعضاء للحركة شوكية
Plastron respiration	الشكل
Plate organ	كرات دم بلازمية
Pleural apophysis	عضو للتنفس يتميز بجليد خاص غير قابل للبلل ، يحتفظ بطبقة من الهواء ، يتم من خلالها تبادل الغازات
Pleural coxal procedd	تنفس دوعى
Pleural ridge	العضو الصفائحي
Pleural suture	غور فى الحافة البلورية
Pleural wing process	زائدة سفلية من البلورا تتمفصل فيها الحرقفة
	حافة داخلية تعلم على تقوية البلورا
	الدرز الذى يمر بين الحرقفة وزائدة الجناح البلورية ، ويفصل فوق الإسترنة
	عن المنطقة الجانبية القاعدية من الحرقفة
	زائدة ظهرية من البلورا يتمفصل فيها الجناح

Pleuron	جزء جانبي من الحلقة صفائحي الشكل ، يشمل فوق الإسترنة وفوق الميرون
Pleurosternal suture	درز يوجد بين البلورا والإسترنة
Plumose	ريشي ، مثل الريشة
Poison gland	غدة السم (انظر acid gland)
Polyembryony	إنتاج أكثر من جنين من بيضة واحدة
Polygamous	التلقيح أكثر من مرة واحدة ، ويشير إلى الذكور التي تتلاقح في أكثر من أنثى
Polyectic	في غشائية الأجنحة وخصوصا النحل ، التي تزور مدى واسعا من النباتات من أجل اللقاح والرحيق
Polymorphism	لها أكثر من مظهر واحد للجسم
Polyphagous	لها القدرة على الاغذاء على مدى عريض من النباتات
Polypheletic	نشأت من أكثر من سلسلة تطورية
Polypneustic	عديد الثغور
Pore canal	قناة مسامية
Porrect	تمتد أفقيا إلى الأمام
Postabdomen	في ثنائية الأجنحة ، الحلقات البطنية الخلفية المتحورة ، وتشمل أعضاء التناسل الخارجية ، انظر Preadbomen
Psitive phototaxis	موجب الاستجابة للضوء
Postclypeus	منطقة الدرق الجنبية المتضخمة في الحشرات الماصة
Postgena	الجزء السفلي من الجزء المؤخري
Postgenal bridge	الاتحام الأوسط لمنطقة ما قبل الحذ خلف أجزاء الفم
Postgenal bridge	الحلقات البطنية التي تلي التاسعة
Postmentim	الجزء القاعدي من الشفة السفلى ، المجاورة للبرز الشفوي
Postnotum	صلبية بين حلقتي ظهرية ترتبط بترجة الحلقة السابقة
Postoccipital suture	حز يحف بالنقب العظمي ، ويرتد للخلف بين الحفر الخلفية الخيمية
Postphragma	جزء الجمجمة الذي يقع خلف الدرز المؤخري
Postphragma	الوتد الخلفي للظهر الصدري من الحلقة
Postscutellum	الصلبية الخلفية الظهرية من الحلقة ، وتقع إلى الخلف مباشرة من الدربع
Postvertical bristles	في ثنائية الأجنحة ، زوج من الأشواك يخرج من خلف العين البسيطة الجانبية
Preabdomen	في ثنائية الأجنحة ، الجزء الأمامي غير المتحور من البطن
Predaceous	يفترس كائن حي آخر عادة في الحيوانات
Prehensile	مهيئة للقبض أو الإمساك
Pregenital segments	الحلقات البطنية من ١ إلى ٧
Prementum	صلبية من الشفة السفلى بعيدة عن البرز الشفوي ، وتصل بها الملاصق

Prephragma	الوتد الأمامى للظهر الصدري من الحلقة
Prepupa	دور ساكن غير مغتذ ، تمر به الحشرة خلال عمرها اليرقي الأخير ، تهيئها لدخولها في طور العنبراء
Prescutum	الجزء الأمامى من الدرع ، ويجدد عادة بواسطة درع
Prestomal teeth	في ثنائية الأجنحة ، زوائد متصلة ساحجة توجد على الشفة حول الفتحة القمية
Primary reproductive	العقلة النهائية من الرجل ، وتشمل مخالب الرسغ والتراكيب الوسطى من الوسائد
	اللمحية الشعراء والوسائد أو الشوكة القديمة
Primary reproductive	في النمل الأبيض ، الزوج الأصل الذى يؤسس مستعمرة
Pro	قبل أمام ، مقدم اصطلاح يدل على الجزء الأول من تركيب أو العدد الأول من سلسلة من الأعداد
Proboscis	تركيب فمى أسطوانى ممتد ، كما في الكثير من ثنائية الأجنحة وحرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة
Procuticle	الجلد بدون الجلدي السطحي
Prognathous	أجزاء الفم المتشعبة إلى الأمام
	في النحل الانفرادى والزناير ، الخيرة في الإمداد بغذاء اليرقات على طول فترة زمنية معينة
Progressive provisioning	
Prohaemo cytes	خلايا أولية
Propodeum	في غشائية الأجنحة ، الحلقة البطنية الأولى المتداخلة مع الصدر الخلفي
Prostomium	الجزء غير المتحلقن من الجسم بجوار الفم
Prothoracic gland	غدة الصدر الأمامى
Protocephalon	جزء من الرأس البدائية ، يشمل القلبيص ، ومن واحدة إلى ثلاثة من الحلقات الحقيقية
Protocerebrum	جزء من المخ يغذى العيون المركبة والعيون البسيطة
Prothorax	الحلقة الأولى من الصدر
pseudopod, pseudopodium	زوائد لحمية غير معقلة توجد في اليرقات كاملة التحول ، أقدم أولية
Pseudotracheae	في ثنائية الأجنحة ، التجاويف الدقيقة الموجودة على الشفة والتي يمتص من خلالها الغذاء السائل
Pterostigma	تغليظ للحافة الضلعية من الجناح يوجد في الكثير من الحشرات
Pterothorax	الجزء الأمامى من الصدر الحامل للجناح ، عادة ما يكون الصدر الأوسط والصدر الخلفي
Pterygota	الحشرات التي تحمل أجنحة بصفة رئيسية (أحيانا تفقدها بصفة ثانوية)
Ptilinum	الثانة الجنبية
Ptilinal suture	في ثنائية الأجنحة ، تجويف هلالى يوجد مباشرة فوق المنطقة التي يخرج منها قرون الاستشعار
	في ثنائية الأجنحة ، كيس غشائى يقلب من خلال الدرز الجنبى للحشرة اليافعة التي تريد الخروج من الجلد
Ptilinum	العنرى ، وذلك حتى تتمكن من فتح هذا الجلد
Pubescent	مغطى بشعر قصير غزير
Pulvillus	تراكيب مزدوجة شبيهة بالوسائد توجد أسفل مخالب الرسغ
Puparium	في الحشرات كاملة التحول العمر غير المتحرك (عادة) الذى يحدث فيه التحول من اليرقة إلى العنبراء
Puparium	في ثنائية الأجنحة ، الكيس العنرى المكون من الجلد الشديد التصلب للعمر اليرقي الأخير

Q

Quadrat

مربع أو قريب من المربع

Queen

في الحشرات الاجتماعية ، الأنثى الرئيسية المنتجة للنسل

R

Raptorial

مهيأ للقبض على الفريسة ، كما في أرجل فرس النهر

Rate of heart beat

معدل نبض القلب

Receptor potential

جهد المستقبل

Rectum

الجزء الخلفي من المعي الخلفي أو المعي الغليظ

Regenerative cells

خلايا مجددة توجد في كهوف المعي الأوسط

Relictual

يحتل مدى جغرافيا أو بيئيا أكثر تحديدا من سابقه

Remigium

المساحة الصلبة الأمامية من الجناح

Reproduction

التكاثر (التناسل)

Reproductive system

الجهاز التناسلي

Resolving power

تحليل الضوء

فرق الجهد الكهربائي الناتج على جهتي غشاء الليفة العصبية في حالة عدم وجود تنبيه عصبي ، ويسمى جهد

Resting Potential

الراحة ، وقيمه بالسالب

Reticulate

مغطى بخطوط شبكية أو حواف شبكية

في كوللمبولا ، الزوائد غير المعلقة للحلقة البطنية الثالثة ، في حرشفية الأجنحة الأفشوطية التي تدخل فيها آلة

Retinaculum

الشبك الشوكية

Retinula cells

خلايا الشبكية

Rhabdomere

قطعة عضوية

Rhaldomere

عصا بصرية

Respiratory siphon

ممس تنفسي

Rostrum

امتداد طويل أنبوي من الرأس ، يوجد في نصفية الأجنحة وغمدية الأجنحة

Rudimentary

غير نام

S

Saccul	فص
Salivarium	تجويف يوجد بين اللسان والشفة السفلى تصب فيه القناة اللعابية
Saltatorial	مهيأ للقفز
Saprophagous	يتغذى على المواد العضوية المتحللة (saprophytic ، رمى)
Saw	منشار
Scarabaeiform	شكلها العام يشبه يرقات خنافس الجعال
Scherotisation	تصليب
Sclerotised band	حزام متصلب
Sclerotised pad	وسادة متصلبة
Scolopale	القضيب الحساس
Scolopale cell	خليها الوتر السعوي
Sclerite	صفحة جلدية صلبة أو متصلبة ، أو أى مساحة متصلبة من الجلد محاطة بروز في غشائية الأجنحة ، الجهاز الجامع لحبوس اللقاح الموجود على الأرجل الخلفية ، ويتركب
Scopa	من فرشاة الأشواك الصلبة
Scope	العقدة القاعدية لقرن الاستشعار
Scorper	الحك
	الجزء الخلفي من ظهر الصدر الأمامي ، نصفية الأجنحة وغمدية الأجنحة ، الجزء الخلفي من الصدر الأوسط ، وهو مثلثي درعي الشكل
Scutellum	
Seasonal polymorphism	تغير مظهر الجسم في مواسم مختلفة ، كما في المن وبعض متجانسة الأجنحة الأخرى
Secretory region	منطقة مفرزة
Segmentation	تعقيل (وجود الجسم على هيئة عقل أو حلقات)
	يدل على الفكوك العلوية في أركيوجناتا وذباب مايو ، حيث يكون التفصل أو الارتفاع الظهرى الضعيف النمو
Semidcondylic	مركب في حفرة ضحلة جدا توجد في الحافة القمية لمحفظة الرأس
Sensilla	شعيرات حسية
Sensillum	في البراغيث ، صفيحة حسية عند قمة البطن
Sensillum	(جميعها) (sensolla) عضو حسي صغير ، واحد من الوحدات التي تشكل عضو إحساس مركب
Sensitivity	الحساسية
	في حرشية الأجنحة وثنائية الأجنحة ، الأنفاق المترجرة التي تنشأ عن اغتذاء الربة
Serpentine mines	على أوراق أو أفرع النباتات
Serrate	منشاري الشكل ، ذو حواف مستنة ، كما في قرن الاستشعار المنشاري

Setae	(جمعها Setae) شعرة أو شوكة
Setaceous	شعرية الشكل أو شوكية الشكل
Sexual isolation & aggregation	الفصل والتجمع الجنسي
Silk gland	غدة الحرير (غدة داخلية لإنتاج خيوط الحرير)
Social feeding	الإطعام الجماعي في الحشرات الاجتماعية
Sodium pump	مضخة الصوديوم
Solitary	توجد منفردة أو مزدوجة ، ليست اجتماعية ، تستعمل خاصة في الزناير والفحل
Song centre	مركز الغناء
Sound production	إنتاج الصوت
Spermatheca	في إناث الحشرات ، العضو الشبيه بالكيس الذى يستقبل ويخزن السائل المنوى من الذكر
Spermatid	أحد طلائع المنى (قبل النضج)
Spermatogenesis	عملية تكوين الحيوانات المنوية في الذكر البالغ
Spermatophore	الكبسولة أو الغلاف الذى تفرز فيه ذكور بعض الأنواع الحيوانات المنوية
Spermatozoa	حيوانات منوية ناضجة (مذبغة)
Spherule	خلايا مستديرة
Spike potential	هو جهد عمل (انظر Actionpotential) ولكن أحادى الشكل (الجهد الشوكي)
Spine	نمو خارجي من الجليد عديد الخلايا أو شديد الصلابة
Spinnet	عضو ينتج منه الحرير أو غازلة
Spiracle	الفتحات التى يدخل منها الهواء إلى القصبات الهوائية
Spiracular gills	خيياشيم قصبية
Spittle insects	سيركوبيدي Cercopidae غير اليافعة ، وسميت هكذا بسبب الإفراز الرغوى
Spontaneous discharge	الذى تعيش فيه هذه الحشرات
Spur	التفريغ الذاتي
Squam	نمو خارجي من الجليد غير خلوي ومتفصل
Stadium	في بعض ثنائيات الأجنحة طية قشرية الشكل توجد على الحواف الخلفية القاعدية للجناح
Stellate	الفتحات التى توجد بين الانسلاخات
Sternal apophysis	نجمية الشكل
Sternum	انخفاض في الإسترنة الصدرية حيث ترتبط العضلات
Stidulatory apparatus	الجزء السفلى من حلقة جسم ، تتحدد عن البلورا بواسطة دروز (sternal)
Stigma	جهاز الصرير
Sting	(جمعها stigmata) منطقة سمكية ملونة عادة توجد الحافة الضلعية لأجنحة الكثير من الحشرات
	في بعض غشائيات الأجنحة ، آلة وضع البيض المتحورة ، المهياة لحقن السم

Stipes	إحدى الصليبات القاعدية للفك السفلي
Stomatogastric nervous system	الجهاز العصبي الفمى المعدى (السبثاوى)
Stommota	عين بسيطة جانبية
Stomodeum	الجزء الأمامى من القناة الغذائية ، المعى الأمامى
Stria	في غمدية الأجنحة ، الخطوط الطولية الغائرة التى ترى عادة على الغمد ، أى خط طولى أو أخدود دقيق
Straite	مزرکش بخطوط أو أحاديث متوازية دقيقة
Stridulation	إصدار أصوات عن طريق حك سطح ضد آخر (Stridulate يحدث صريرا)
Stridulatory	(صرار) .
Stylus	(قلم) أى عضو صغير دقيق إبرى الشكل أو حاد الحافة ، في ثنائية الأجنحة ، الزائدة الظهرية الدقيقة الموجودة على العقلة الثالثة لقرن الاستشعار . في المصطلحات ذوات الفم انخبا ، وفي الحشرات غير المنحمة ، الزوائد البطنية الأثرية (Stylus)
Styler	قلم صغير ، في نصفية الجناح ، الزوائد الحيطية التى تشكل أجزاء الفم الثاقب الماص
Styliform	لها شكل القلم أو القليم
Stylopization	التطفل بواسطة إستربسترا
Sub	أقل قليلا من ، أو مساو تقريبا أو الأسفل تماماً
Subalare	فوق البلورا الخلفية
Subcortical	المنطقة الموجودة بين القلف والخشب والأشجار والشجيرات
Subfamily	قسم تصنيفى (تحت الفصيلة)
Subgena	الجمجمة أسفل الدرز تحت الوجنى
Subgena suture	جز موجود فوق قواعد أجزاء الفم ، يمر بين النقر الخيمية الأمامية والخلفية
Subgenital plate	صفیحة سفلیة تغطى الثقب التناسلى ، كما فى الصراصير وبعض الحشرات الأخرى ، الإستترنة الثامنة فى الإناث عادة
Subimago	والتاسعة فى الذكور
Submarginal cell	فى ذباب مايو ، العمر المنح الذى يسبق اليافعة القادرة على التكاثر مباشرة
Submarginal vein	فى غشائية الأجنحة ، الخلية التى توجد خلف الخلية الضلعية مباشرة
Subthreshold	فى غشائية الأجنحة خاصة ، عرق يوجد خلف حافة الجناح الضلعية مباشرة
Synapse	تحت الحد الحرج
Synaptic	الشبك العصبي
Synaptic vesicle	فجوة الشبك العصبي
	حوصلة الشبك العصبي

T

Tactile organs	أعضاء لمس
----------------	-----------

Taenidium
Tanning
Taxes
Tentorium
Terminal ostium
Thoracic air- sac
Tonic receptors
Tormogen cell
Trachea
Tracheal epithelium
Tracheoblast
Tracheole
Transmitter
Trichogen cell
Trichoid sensilla
Trichromatic theory
Tritocerebrum



دعيمة
دبغ
حركة التوجيه
هيكل خيمي
فتحة طرفية
كيس هوائي صدري
أعضاء الاستقبال التوتريّة
خلية تجويف الشعرة
قصبة هوائية
نسيج طلائي قصبي
خلية مكونة للقصبة الهوائية
قصبة هوائية
موصل
الخلية المولدة للشعرة
الشعيرات الحسية الثلاثية
نظرية ثلاث الألوان
المخ الخلفى

U

Ureter

حالب

V

Vein
Ventilation
Ventral diaphragm
Ventral longitudinal trunk
Ventral orifice
Ventral perineural sinus
Visual acuity

عرق
تهوية
حاجز بطني
جذع طولى بطنى
الحبل البطني العصبي
التجويف العصبي البطني
حدة الإبصار

W

Wonnol healing

التأم الجروح

« كتب الدار العربية للنشر والتوزيع »

• في العلوم الزراعية والإنتاج الحيواني :

- الكائنات الدقيقة .. عمليا
- دليل الإنتاج الحيواني للدجاج ، جزء أول — جزء ثان ،
- عالم الميكروبات
- علم الحيوان ، جزء أول — جزء ثان — جزء ثالث — جزء رابع ،
- السيطرة على الآفات
- علم التربة والأراضي ، مبادئ وتطبيقات ،
- الاقتصاد الزراعي « المبادئ والسياسة الزراعية »
- البائات الخطيرة ومسحها الزراعية والوقائية
- أساسيات علم الوراثة
- الاتفاقيات الحديثة في المبيدات ومكافحة الحشرات
- (جزء أول — جزء ثان)
- التغذية العلمية والتطبيقية
- للدجاج — التطور بأنواعها — الأرباب — الإجماع ،
- أساسيات إنتاج الحصر ، وتكنولوجيا الزراعات
- المكتشفة والمحمية ، الصوبات ،
- التدريبات الوراثة العملية — مبادئ علم الوراثة
- مقدمة في نباتات الزينة
- محاصيل الحصر
- حيوانات المزرعة
- علم الساتين
- أساسيات أمراض البات
- مقدمة في علم تقسيم البات
- التحليل الطيفي للأنظمة الكيميائية والبيوكيميائية
- مقدمة في علم المحاصيل « أساسيات الإنتاج »
- الحشرات ، التركيب والوظيفة ،
- (جزء أول — جزء ثان)
- سائير الفاكهة المستعدة الحصرة — سائير الفاكهة المستعدة الأوراق ولين تشاندلر
- إنتاج اللبن واللحم من امراض
- سلسلة العلم والممارسة في المحاصيل الزراعية :
- الطماطم — البطاطس — الصل — والقمح — الفريجات —
- تكنولوجيا الزراعات المحمية ، الصوبات ، — الحضر التمرية .
- كروم العنب وطرق إنتاجها
- في العلوم الحاسوبية والأغذية :
- الغذاء بين المرض وتلوث البيئة .
- الطريق إلى الغذاء الصحي .
- أسس صحية عالمية تطبيقية .
- أساسيات علوم الأغذية والتصنيع الغذائي .
- المواد الحافظة للأغذية .
- التغذية الصحية للإنسان .
- أسس علوم الأغذية
- الأطعمة ودررها في التغذية والجدول الغذائي